

# Das Kopfskelet der Urodelen.

Von

**Dr. Robert Wiedersheim,**

a. o. Professor und Prosector zu Freiburg i. B.

---

Mit Tafel XXIV—XXVII und 5 Holzschnitten.

(Fortsetzung.)

## II. Mecodonta.

### 11) *Siredon pisciformis*.

Ich stelle diese Amblystomen-Larve an die Spitze der Gruppe, weil sämtliche Mitglieder derselben nach meinen Erfahrungen einmal in ihrem Leben eine Entwicklungsstufe erreichen, welche mit jener des amerikanischen Molches fast bis ins Einzelne übereinstimmt. Zu diesem Ergebniss gelangte ich durch das Studium der Larve von drei verschiedenen Amblystomen-Arten, von *Salamandra maculata* und *atra*, *Pleurodeles Waltli*, *Euproctus Rusconii* und unseren vier einheimischen Tritonen. Ob die lechriodonten Salamandriden denselben Entwicklungsgang verfolgen, weiss ich nicht, neige aber in Anbetracht des wenig abweichenden Grundplanes ihres Kopfskelets stark zu dieser Annahme hin.

Auf Fig. 6 habe ich den Schädel einer sehr jugendlichen 6 Centim. langen Larve des Axolotl dargestellt. Der Suspensorial-Apparat ist noch mehr nach vorn gerichtet, als im späteren Alter (Fig. 31), wo er sich mehr in die Quere streckt. Dem entsprechend ist der Unterkiefer und das mit dem Hinterende desselben durch ein Band verlöthete Hyoid noch sehr kurz. Die übrigen Differenzen zwischen den verschiedenen Altersstufen betreffen nur die viel grössere Verbreitung des Hyalin-Knorpels, während die knöchernen Schädeltheile noch sehr in den Hintergrund treten.

An der Basis cranii ist bereits das Parasphenoid in Form einer dünnen, glashellen Platte erschienen (Fig. 6 *Ps*), welche die Schädelhöhle mit ihrem rechenartig eingeschlitzten Vorderrande nur um Weniges überragt; ferner erblickt man das vom Quadratknorpel ausgehende, ein Continuum darstellende Pterygo-palatinum und nach vorn davon den Vomer; beide tragen hechelartig angeordnete Zahngruppen (*PP* und *Vo*). Den Aussenrand der hyalinen Riechkapsel flankiren die Alveolar-Fortsätze des Kiefers und Zwischenkiefers (*Mx* und *Pmx*). Man sieht, dass Kiefer- und Gaumenbogen eine, sonst nur den Phanero- und Cryptobranchiaten zukommende parallele Richtung zeigen, welche auch von den älteren Axolotln (Fig. 31) beibehalten wird.

Ferner ist von knöchernen Bestandtheilen aufgetreten: das Squamosum (*Tp*), die Parietalia, Frontalia und Praefrontalia, also sämtliche Hautknochen mit Ausnahme des Nasale. Knorpel-Ossificationen finden sich nur in den Occipital-Condylen (*Cocc*); die Labyrinthblasen, die Trabekel, die Regio quadrata und der Opercular-Apparat sind noch vollständig hyalin. Die Chorda ist an ihrem Vorderende keulig aufgetrieben und liegt in einer Rinne des Parasphenoids. Sie wird beim Abziehen der breiten, beide Labyrinth basalwärts verbindenden Knorpelplatte (*Ob*) abgerissen, oder doch aus der Parasphenoid-Rinne herausgezerrt.

Auf der Figur 31 und 44 haben die oben geschilderten Deckknochen in jeder Richtung an Umfang gewonnen und der Primordialschädel ist etwas in den Hintergrund getreten. Trotzdem zeigt er sich noch immer stärker entwickelt, als bei den fertigen, ausgewachsenen Formen der mecodonten Salamandriden. Die Abschnürung des Pterygo-palatinum in einen hinteren und vorderen Bezirk (*Os pterygoideum* und *palatinum*) hat sich noch nicht vollzogen; diese tritt erst bei noch älteren Thieren auf. Dagegen zeigt der Trabekel schon eine ansehnliche Ossifications-Zone (*Os*) und die Petroso-occipitalia (*Pet*, *Olat*) sind die stärksten Knochenbezirke des ganzen Schädels geworden. Ebenso ist das Operculum gut verknöchert.

Es ist rücksichtlich der Parallele zwischen Phylo- und Ontogenese interessant, auf den das Frontale von aussen her begrenzenden Fortsatz des Parietale (Fig. 44 *P*) und auf das unter doppelter Krümmung verlaufende Praefrontale (*Pf*) aufmerksam zu machen; die Aehnlichkeit mit den Cryptobranchiaten, speciell mit *Cryptobranchus* und *Menopoma* liegt auf der Hand.

Die Praemaxillaria bestehen nur aus einem Alveolarfortsatz

und einem aufsteigenden Theil (*Pmx* u. *Pra*): dasselbe gilt für die sehr rudimentär erscheinenden Maxillaria (*M*), die so gut wie gar keine Spange zur Umschliessung der Orbita nach rückwärts schicken.

Das Parasphenoid hat sich bis zur Spitze des Vomers, der jetzt nur noch eine Zahnreihe trägt, nach vorn ausgedehnt (*Ps*) und ebenso hat die Basis des Pterygo-palatinum bedeutend an Ausdehnung gewonnen. Zwischen dem Aussenrand dieses Knochens und dem an der Herstellung der Gelenkfläche für den Unterkiefer sich betheiligenden Kopf des Squamosum (Fig. 44 *Qu*), spannt sich ein straffes Ligament (*Lgt*) aus, welches auch anderweitig unter den Urodelen getroffen wird. Im Quadratknorpel (*Qu*<sup>1</sup>) ist ein Ossificationspunet (Fig. 31 *oss*) aufgetreten. Die Squamosa (Fig. 44 *Tp*) erstrecken sich sehr weit auf die Labyrinthgegend herauf und stossen mit den Parietalia unmittelbar zusammen.

Im Uebrigen verweise ich, was die Configuration der Knochen anbelangt, auf die mit der grössten Sorgfalt ausgeführten Abbildungen, sowie auf die von GEGENBAUR und FRIEDREICH schon anno 1849 ausgeführte, gediegene Beschreibung des Axolotl-Schädels: Bericht der K. zootom. Anstalt zu Würzburg 1849.

Ueberdies wird uns das Kopfskelet von Siredon anlässlich einer zusammenfassenden Schilderung des Chondrocranium der Salamandriden noch einmal beschäftigen.

Was den Unterkiefer betrifft, so passt auf ihn vollkommen die für dasselbe Gebilde von Proteus gelieferte Schilderung.

## 12) *Amblystoma punctatum*<sup>1)</sup>.

Der Schädel zeichnet sich durch eine ganz excessive Breitenentwicklung in der Regio quadrata aus (Fig. 76), und besitzt, da auch die Naso-oral-Gegend in jeder Richtung bedeutend entfaltet ist, im Allgemeinen einen vierschrötigen Habitus. Dieser wird noch gesteigert durch das kurze, gedrungene, zwischen beiden Augenhöhlen liegende Schädelrohr. Es resultirt aus diesen Verhältnissen eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Schädel von *Salamandrina persp.* und dem *Triton torosus* aus Californien.

Der Grundplan des Schädels kommt mit demjenigen unseres gefleckten Landsalamanders vollkommen überein, was auch für die mäs-

<sup>1)</sup> Die Abbildungen 76 u. 77 sind nach zwei, durch bedeutende Altersunterschiede von einander getrennten Thieren gefertigt.

sig starke Knochenstructur im Allgemeinen aufrecht zu erhalten ist. Dies ist auch der Grund, dass ich dieses Thier, trotz der lechriodonten Zahustellung zu den mecodonten Salamandriden ziehe. Ein Unterschied zwischen seinem Schädel und demjenigen von *Sal. maculata* beruht namentlich in dem an *Dicamptodon* erinnernden ausserordentlich breiten *Processus ascendentes* des paarigen Zwischenkiefers (*Pra*) und dem zwischen ihnen liegenden verschwindend kleinen Eingang in die Intermaxillarhöhle (*Ci*); ferner in dem mächtigen Praefrontale (*Prf*), in welchem man die schon bei *Ellipsoglossa* und anderen erwähnte Oeffnung findet; es betheiligt sich wie bei *Ranodon* (Fig. 69) an der Begrenzung des Nasenloches. Die Alveolarspannen des Zwischenkiefers erstrecken sich sehr weit nach aussen und hinten, erreichen aber doch nicht die Ausdehnung, wie bei *Batrachoseps* (Fig. 95 *Pmx*); senkrecht absteigende Fortsätze fehlen durchaus.

Orbitalfortsätze fehlen sämmtlichen, die Orbita von oben her begrenzenden Schädelknochen, was auch für *Salamandra* gilt.

Die Stirnbeine senken sich mit ihren Vorderenden eine kleine Strecke in die Intermaxillar-Höhle hinab und schicken den beiden aufsteigenden Schenkeln des Zwischenkiefers starke Fortsätze entgegen. Nach hinten bilden sie mit den Scheitelbeinen eine gezackte Naht.

Die Bogengänge des Labyrinthes treten mässig hervor, dagegen sieht man einen mächtigen Knorren an der Dorsalfläche der prootischen Region (*Tegmen tympani*, Fig. 76 vor *Pet*). Auswärts legt sich daran das Squamosum, einwärts das Parietale. Das distale Ende des breit-spiessförmigen Squamosum ist mit der cylindrischen Quadrat-Verknöcherung synostotisch verlöthet.

Die trabeculare Knochenzone (*Orbitosphenoid Os*) ist sehr kurz, ähnlich wie beim Axolotl und besitzt am hinteren Rand einen Ausschnitt, welcher die vordere Circumferenz des Foramen opticum bildet (Fig. 77 *Fopt*).

Das Flügelbein (*Pt*) ist so massiv verknöchert, wie dies nur bei wenigen Tritonen getroffen wird; in seiner Configuration verhält es sich ganz wie bei *Ellipsoglossa*, *Ranodon* und *Salamandra*, so dass ich darüber hinweggehen kann. Das Parasphenoid bleibt in seinen vorderen zwei Dritttheilen ganz gleichmässig breit, dehnt sich in der Pterygoidgegend stark aus und verjüngt sich dann rasch gegen die Occipitalgegend zu (*Ps*). Es ist auf seiner Oberfläche mässig concav und besitzt keinen Türkensattel.

Die Vomero-palatina (*Vop*) sind zwei breite nach vorn, wie bei den meisten lechriodonten Salamandriden leierförmig ausgeschnittene (*Ci*) Platten, welche auf ihrem Hinterrand jederseits eine kleinere laterale, die Choane (*Ch*) von hinten begrenzende und eine grössere, mediale, mit der der anderen Seite in der Mittellinie zusammenstossende Zahnleiste tragen. Eine deutliche Trennung an der Stelle zwischen beiden wird man erst gewahr, wenn man das Präparat mit Kalilauge aufhellt. Ihre Befestigung auf den Vomero-palatin-Platten ist eine so lockere, dass sie bei etwas raseher Abnahme der Mundschleimhaut stets mit abgehen.

### 13) *Salamandra atra*.

Abgesehen von dem mecodonten Character in der Zahnstellung schliesst sich dieser Molch, welcher von dem gefleckten Landsalamander nur wenig abweicht, in seinem knöchernen, wie knorpeligen Schädelbau sehr nahe an *Amblystoma* an. Schon in der äusseren Configuration zeigen diese beiden Gattungen die allergrösste Uebereinstimmung, was auch für den Carpus und Tarsus gilt.

Ich habe diesem Schädel (Fig. 71, 72) in meiner Arbeit über *Salamandrina persp.* eine ausführliche Beschreibung gewidmet, so dass ich mich auf wenige Angaben beschränken kann.

Gegenüber von *Amblystoma* ist der schlankere Character des Schädels zu betonen: er beruht auf einem grösseren Abstand der Regio petroso-occipitalis vom naso-oralen Bezirk und auf einer stärkeren Einsehnürung des dazwischen liegenden Schädelrohres im engeren Sinn. Demgemäss sind die Stirn- und Scheitelbeine mehr in die Länge gestreckt und der ganze Orbital-Raum ist weiter und wird vorn und aussen von der langen Oberkieferspange (*M*) umzogen.

Die schönste, mir bekannte Abbildung des Salamander-Schädels findet sich in dem bekannten classischen Werke von RUSCONI, worauf auch LEYDIG (Die Moleche der württemb. Fauna 1867) aufmerksam macht.

### 14) *Chioglossa lusitanica*.

Der Schädel zeichnet sich durch einen sehr gracilen Habitus aus und die Scheitelbeine sind so dünn, dass sie die fingerförmig gelappeten Kalksäcke des endolymphatischen Apparates hindurchschimmern lassen.

Ebenso sieht man unter dem Praefrontale eine Drüse vom vorderen Winkel der Orbita in die Nasenhöhle eindringen; sie durchbohrt unterhalb des im genannten Knochen liegenden Gefässloches die in die Augenhöhle vorschauende, knorpelige Hinterwand der Nasenkapsel.

Dieser Befund hat mich um so mehr interessirt, als ich in einer neulich veröffentlichten Arbeit über die Kopfdrüsen der Urodelen (Z. f. w. Z. Bd. XXVII) die Frage offen lassen musste, ob die die Orbita erfüllenden Drüsenmassen bei diesem Thier sowohl als bei Plethodon, Batrachoseps und Anderen wirklich in die Nasenhöhle gelangen, ob also andererseits eine Parallele mit der sog. »hinteren Nasendrüse« der Reptilien zu ziehen sei.

Der den Salamandern zu Grund liegende Organisations-Plan des Cranium ist auch hier festgehalten, nur findet sich durchweg eine grössere Schlankheit der Form. Abweichend verhalten sich nur die Nasenbeine und der Zwischenkiefer. Erstere sind noch gewaltiger entwickelt, als bei Ellipsoglossa, stossen aber wie hier in der Medianlinie mit breitem Rande zusammen, und ragen sehr weit nach vorn, wobei sie sich unter die kurzen, kaum die Schädeloberfläche erreichenden Processus ascendentes des Zwischenkiefers hinunterschieben. Letzterer ist paarig und sehr leicht in seine beiden Hälften zu zerfallen.

Ein weiterer Unterschied von Salamandra beruht auf den sehr weit nach hinten gehenden, die Pterygoid-Spitzen noch um ein gutes Stück überragenden Oberkieferspangen; in noch grösserer Entwicklung sehen wir sie bei Salamandrina und Triton torosus.

Die Zahnreihen der Vomero-palatina sind nicht so stark wellig gebogen, wie bei Salamandra und die Orbito-sphenoide schicken horizontale Fortsätze unter die Scheitel- und Stirnbeine hinunter, welche sich beim letztgenannten Molche nicht vorfinden.

### 15) Die Tritonen.

Sie bieten in ihrem Schädelbau so viel Uebereinstimmendes, dass sie alle zusammen betrachtet werden können. Die von mir untersuchten Arten sind:

- Triton viridescens (Nord-Amerika),
- suberistatus (Japan),
- platycephalus (Euproctus Rusc. Corsica),

*Triton torosus* Californien),

- |   |            |                           |
|---|------------|---------------------------|
| - | helveticus | } (Süd-West-Deutschland). |
| - | alpestris  |                           |
| - | taeniatus  |                           |
| - | eristatus  |                           |
| - | spe?       | (Nord-Amerika).           |

*Pleurodeles* Waltli (Spanien).

Allgemeine Charaktere sind 1) die derbe Verknöcherung aller Schädelknochen und die bei vielen Arten stark ausgeprägten Leisten- und Höckerbildungen. (Vergl. Fig. 131, 136, 140.)

2) Der kräftige, unpaare, stets mit senkrechten Fortsätzen ausgestattete Zwischenkiefer und die daraus resultierende, von knöchernen Wänden begrenzte Intermaxillar-Höhle.

3) Die stets in der Längsaxe des Parasphenoids verlaufenden, schmalen zahntragenden Vomero-palatina, mögen sie nun eine vollkommen parallele Richtung einhalten oder mit ihren Hinterenden etwas divergiren.

4) Die senkrecht absteigenden Orbital-Fortsätze der Maxillaria, Praefrontalia, Frontalia und Parietalia. Durch die zwei ersteren wird die Nasenhöhle gegen die Orbita hercin entweder vollkommen oder nur theilweise (*Triton torosus*) abgeschlossen.

5) Die kräftige Entwicklung resp. Verknöcherung des Suspensorial-Apparates incl. des Squamosum. Letzteres nimmt bei *Pleurodeles*, *Triton suberistatus*, *virideseens*, *helveticus*, *torosus* und *platycephalus* eine Tform an und verbindet sich mittelst des nach vorn schauenden Querbalkens mit einem nach hinten, ihm entgegenwachsenden Fortsatz des Stirnbeines.

Dieser dadurch gebildete Pseudo-Jochbogen ist bei *Triton platycephalus* und *helveticus* noch sehr gracil (Fig. 135 *PF* u. *tp*), und gedeiht zu wahrhaft collossaler Entwicklung bei *Triton virideseens*, wo eigentlich das ganze Stirnbein nach hinten auswächst (Fig. 131, *PF*, *tp*).

Eine Mittelstellung nehmen hierin die übrigen Arten ein, während wieder andere nur Andeutungen davon zeigen. (Vergl. meine Abhandlung über *Salamandrina*.)

6) Die meist sehr deutlich vorspringenden halbcirkelförmigen Canäle (Fig. 135, 140, 144 *Bgg*).

7) Die immer sehr kurz abgesetzten Occipital-Condylen.

8) Die Anwesenheit einer gewöhnlich sehr tiefen Sella turcica im Parasphenoid.

9) Ober- und Zwischenkiefer betheiligen sich durch mächtige Processus palatini sehr wesentlich am Aufbau des Mundhöhlendaches.

#### Triton viridescens und suberistatus.

Der Schädel dieser beiden Tritonen stimmt durch die äusserst derbe Ossification aller Theile überein, ja letztere erreicht einen so hohen Grad, dass wir nirgends in der übrigen Urodelen-Welt ein solch festes Gefüge im Kopfskelet antreffen: dabei tritt das Chondrocranium in ganz ähnlicher Weise, wie ich es von Salamandrina persp. beschrieben habe, in den Hintergrund, und ist kaum noch spurweise vorhanden.

In ihren äusseren Formverhältnissen zeigen sie sich ziemlich different: während nämlich der Vorderkopf von Triton viridescens eine schnabelartige Verjüngung zeigt und dadurch an Triton taeniatus erinnert, ist derjenige des andern Thieres nach Salamander-Art verbreitert und besitzt demgemäss weiter ausspringende Oberkieferbögen. (Fig. 131 u. 140). Bei beiden werden die aufsteigenden Fortsätze des Zwischenkiefers von den Nasalia (*N*) vollständig zugedeckt. Der Schädel des Triton suberistatus zeigt in der Scheitelbeingegend eine starke Einsehnürung und die Parietalia und Frontalia selbst sind von einer Menge kleiner, dicht gedrängt liegender Vertiefungen (von eingelagerten Hautdrüsen herrührend) überzogen. Im Gegensatz dazu handelt es sich bei *Tr. viridescens* auf der Oberfläche dieser Knochen um ein stark ausgeprägtes Leistensystem, das namentlich auf dem hinteren Bezirk der Stirnbeine und auf der ganzen Fläche der Scheitelbeine zu förmlichen Knochenwällen sich erhebt. Es sind eigentliche Zugleisten, zu Stande gekommen unter dem Einflusse der starken Kaumusculatur (Fig. 131 *P*). Bei jungen Thieren ist hiervon wenig zu sehen. Bei beiden Molchen erstrecken sich die Parietalia über einen grossen Bezirk der Labyrinthkapseln, welche bei der japanesischen Art mehr in die Breite entwickelt sind. Auch sind letztere hier, ganz ähnlich wie bei den Phanerobranchiaten, nach hinten und aussen in einen spitzen Fortsatz ausgezogen, welcher von dem hinteren Schenkel des Squamosum (Fig. 140 *tp*<sup>1</sup>) in seiner ganzen Länge von aussen her flankirt wird. Bei dem amerikanischen Triton ragt letzterer (Fig. 131 *tp*<sup>1</sup>) nicht ganz bis zum hintersten Ende des Petrosom, welches überdies hier mehr abgerundet ist als dort (Fig. 131 \*).

Bei beiden Arten fehlt ein *Canalis incisivus*, da die *Proecessus descendentes* des *Praemaxillare* auf eine grosse Strecke synostotisch verlöthet sind, somit alle Spuren einer früheren paarigen Anlage verloren haben. Vergl. damit das über *Desmognathus* Gesagte! Die vor der in die Mundhöhle mündenden *Intermaxillar-Höhle* (Fig. 136 *Ci*) von beiden Seiten zusammenstossenden *Vomero-palatin-Platten* sind bei diesen Thieren geringer als bei allen übrigen Urodelen entwickelt und besitzen lateralwärts einen tiefen Ausschnitt zur theilweisen Begrenzung der mächtig ausgeprägten *Choanen* (Fig. 136 *Vop* u. *Ch*). Sie stehen dadurch zu den übrigen Urodelen, z. B. zu *Tr. platycephalus* (Fig. 141 *Vop* u. *Ch*), *Tr. cristatus* (Fig. 111 *Vop* u. *Ch*), und noch mehr zu den lechriodonten Formen in scharfem Gegensatz.

Die nach rückwärts laufenden Spangen der *Vomero-palatina* sind mächtig entwickelt und weisen auf eine starke Kraftentfaltung beim Festhalten der Beute hin. Dafür spricht auch die stattliche Entfaltung des *Kieferbogens* und des ganzen *Suspensorial-Apparates*. Letzterer erhält nicht nur von aussen her durch das mit dem *Postfrontal-Fortsatz* gestützte und mit der *Labyrinthwand* innig verlöthete *Squamosum* (Fig. 131, 140 *Tp*), sondern auch von unten her durch das mächtige *Pterygoid* einen kräftigen *Strebepeiler* (Fig. 136 *Pt*). Alles wirkt zusammen um der derben *Mandibularspange* beim Schluss des Mundes ein genügend festes *Widerlager* entgegenzusetzen. Es ist mir unzweifelhaft, dass zu dieser ansehnlichen Entfaltung der *Kiefertheile* die fast ausschliesslich aus *Käfern*, *Heuschrecken* und *Asseln* bestehende *Nahrung* in direkter Beziehung steht<sup>1)</sup>. Ich habe auf Aehnliches auch in meiner schon öfters citirten Abhandlung aufmerksam gemacht.

Die *Apertura lacrimalis* an der *Vorderwand* wird genau wie bei andern *Tritonen* und auch bei *Salamandrina* durch eine *Incisur* an den *Orbitalfortsätzen* des *Praefrontale* und des *Oberkiefers* erzeugt.

Erwähnenswerth ist noch die durchaus *asymmetrische* Entwicklung der auf der *Dorsalseite* des *Schädels* von *Triton subcristatus* liegenden *Knochen*; sie sind durch *schlangenförmig gekrümmte Suturen* von einander getrennt (Fig. 140).

<sup>1)</sup> Bei dieser Gelegenheit will ich nicht unerwähnt lassen, dass ich, wie RATHKE im Magen von *Dieamptodon*, so in demjenigen von *Amblystoma tigrinum* die Reste einer *Spitzmaus* vorfand, deren *Haare* den ganzen *Darmcanal* erfüllten.

Bei beiden Thieren stellt die *Fenestra ovalis* nur eine im Verhältniss zu den lechriodonten Urodelen kleine Oeffnung dar. Das dolchförmige Parasphenoid besitzt die napfförmige *Sella turcica* in einer Tiefe, wie sie mir sonst nirgends unter den geschwänzten Amphibien begegnet ist.

Ich habe schon oben erwähnt, dass bei Beiden in der vorderen Region des Praemaxillare eine synostotische Vereinigung der absteigenden Fortsätze dieses Knochens zu bemerken ist, wodurch die Zwischenkieferhöhle bedeutend reducirt wird. Nach hinten zu ist nun diese compacte Knochenmasse als Andeutung ihrer paarigen Anlage eingefurcht und rechts und links in zwei kurze Fortsätze ausgezogen, welche sich mit den am medialen Rand der Dorsalseite der Vomero-palatina stark emporspringenden Leisten durch eine Schuppennaht vereinigen. Was also hier am Aufbau des Cavum intermaxillare von Seiten des Zwischenkiefers nicht geleistet wird, übernehmen die Vomero-palatina. Vergl. das Verhalten von Salamandrina.

Am Aufbau dieses knöchernen Septum nasi betheiligen sich auch noch die Nasenbeine, welche klammerartig über die mediale Seite der senkrechten Fortsätze des Zwischenkiefers herabgreifen und sich ausserordentlich fest mit letzterem verlöthen.

Dazu kommt ein sehr merkwürdiges, nur bei *Tr. viridescens* zu beobachtendes Verhalten. Es betrifft die Vorderenden der Stirnbeine, welche rechts und links von der Median-Linie einen schmalen, hakenförmig gekrümmten Fortsatz nach vorn und abwärts schicken und dadurch sich mit der obgenannten senkrechten Crista der Vomero-palatin-Platte verbinden (Fig. 97 *F, Pr, Ver* u. Fig. 109 *F, Pr, Ver*). Zwischen beiden Fortsätzen bleibt in der Mittellinie eine Spalte übrig (Fig. 97 *Ci*), wodurch das Cavum cranii und intermaxillare mit einander communiciren. Es handelt sich also bei diesem Thier nicht wie beim Brillensalamander um einen vollkommen knöchernen Abschluss der Schädelhöhle gegen das Nasen-Cavum und ich glaube auch nicht, dass die von mir bei letzterem Thier nachgewiesenen »Processus uncinati« ossis frontis mit den hakenförmigen Bildungen von *Triton viridescens* ohne weiteres zu parallelisiren sind. Gleichwohl bieten Beide viel Aehnliches, so vor Allem in Beziehung auf die Topographie des Foramen olfactorium, das hier wie dort innen und oben von den Stirnbeinfortsätzen, aussen von dem Vorderrand des Orbitosphenoids (Fig. 97, 109 *Os*) und unten von dem Vomero-palatinum (*Vop, Pr<sup>1</sup>*) begrenzt wird. Ebenso stimmen

beide Schädel in der durch die obigen Verhältnisse herbeigeführten wesentlichen Beschränkung des primordialen Ethmoid-Gerüsts, insoweit es aus Hyalin-Knorpel besteht, überein. Wenn ich trotz alledem die Stirnfortsätze beider Molche nicht für homolog erkläre, so hält mich davon ihr ganz verschiedener Ursprung an den Stirnbeinen ab. Während sie nämlich bei dem amerikanischen Thier die einfache Vorwärtsverlängerung der Hauptmasse des Frontale bilden und weit nach vorn von der auch hier, wie bei allen Tritonen stark ausgeprägten Crista ethmoidalis ossis frontis liegen, bilden sie gerade bei *Salamandrina* eine Weiterentwicklung der letzteren und krümmen sich, statt zum Vomer zum Schnabel des Parasphenoids hinab. Dabei stellen sie keineswegs die letzten Ausläufer der Stirnbeine dar, welche wir vielmehr in den lateralwärts die Intermaxillar-Höhle mit begrenzenden und mit den Fortsätzen des Vomera-palatins in Verbindung tretenden vorderen Fortsätzen derselben zu erblicken haben. (*Salamandrina* persp. Fig. 39 *i. g.*)

Will man also parallelisiren, so könnten nur die letzteren und nicht die eigentlichen »Processus uncinati« in Frage kommen.

Es wäre mir sehr interessant, zu wissen, wie sich in Beziehung auf diesen Punct der ausgewachsene, spanische *Pleurodeles* verhält. Was ich an einer grossen, mit langen Kiemenbüscheln versehenen Larve ermitteln konnte ist Folgendes: Die Vorderenden der Stirnbeine sind ausserordentlich verbreitert und erstrecken sich in der Mittellinie dicht beisammen liegend fast bis zur Schnauzenspitze nach vorn. Dabei werden sie von den aufsteigenden Schenkeln des Zwischenkiefers theilweise bedeckt und liegen dem äusserst niedrigen und breit entwickelten Knorpelseptum der Nasenhöhlen innig auf. Somit sind sie nur durch diese dünne Knorpelschicht von dem Parasphenoid-Schnabel getrennt, welcher ebenfalls bis zur Schnauzengenge nach vorn sich erstreckt. Es ist nicht unmöglich, dass beide Knochen bei einer a priori zu erwartenden, später eintretenden Reduction des Chondrocranium in directe Berührung mit einander gelangen. Sicher konnte ich dieses wegen Materialmangels nicht feststellen.

Mit der von Leisten und Höckern förmlich strotzenden äusseren Configuration des Schädels der beiden eben geschilderten Tritonen stimmt eine andere amerikanische Tritonen-Species, die ich nicht näher zu bestimmen vermochte, vollkommen überein. Der Türken-sattel ist auch hier ausnehmend tief und das Squamosum, sowie die

Labyrinthkapseln geben an derbem, massigem Character denjenigen der obigen Thiere Nichts nach.

### Triton torosus.

Der Schädel ähnelt, wie ich schon früher l. c. betont habe, durch seine breite gedrungene Form, vor allem aber durch die das Quadrat fast berührenden langen Oberkieferspannen unter allen Tritonen am meisten dem des italienischen Brillensalamanders (Fig. 144). Sieht man aber genauer zu, so erkennt man, dass er viel zartere, transparentere Knochen, ohne alle Höcker und Leisten besitzt und dass das Chondrocranium lange nicht in dem Maasse reducirt ist, wie bei jener Form. Ja bezüglich des letzteren Punctes muss er vielmehr als eine sehr niedrige Form betrachtet werden, denn er besitzt noch, was mir von keinem andern Triton bekannt ist, kleine hyaline Alisphenoide. Ferner unterscheidet er sich von Salamandrina durch den unpaaren, mit einem Canalis incisivus versehenen Zwischenkiefer, dessen aufsteigende papierdünne und nach hinten spitz auslaufende Fortsätze (Fig. 144 *Pmx*) in tiefe Rinnen des Frontale (*F*) eingefalzt liegen und eine weite Intermaxillar-Oeffnung (*Cl*) umschliessen. Die Crista ethmoidalis ossis frontis ist gut ausgeprägt: von »Processus uncinati« ist aber keine Rede.

In der Bildung der cerebralen Fläche des Parasphenoids haben die beiden Thiere sehr viel Aehnlichkeit; hier wie dort handelt es sich um zwei hinter einander liegende, von lippigen Rändern umsäumte Gruben, wovon die hintere, kleinere als Türkensattel aufzufassen ist und auch aus dem Grund unser Interesse erweckt, weil sie an ihrem Aussenrand flügelartige Fortsätze zur Verbindung mit der Regio prootica abschiebt.

Der Suspensorial-Apparat ist durchweg zarter, als bei den übrigen, einen Pseudo-Jochbogen besitzenden Tritonen, während die halbcirkelförmigen Canäle sehr kräftig ausgeprägt sind.

### Salamandrina perspicillata.

Dass diese Form nicht zu den Salamandern, sondern zu den Tritonen gestellt werden muss, glaube ich früher schon l. c. zur Genüge bewiesen zu haben. An derselben Stelle habe ich gezeigt, wie der Schädel dieses Thieres erstlich wegen der grossen Reduction des Chondrocranium und dann vor Allem wegen der oben kurz er-

wähnten Configuration der Ethmoidal-Gegend als die höchst entwickelte Urodelenform zu betrachten sei. Ich will die damals gegebene ausführliche Schilderung nicht recapituliren, sondern einfach auf meine schon oft citirte Arbeit verweisen, wo man die genauesten Detail-Angaben und Abbildungen treffen wird. Bei der Besprechung der durch Quer- und Längsschnitte gewonnenen Resultate komme ich übrigens noch einmal darauf zurück.

### Das Chondrocranium der Salamandriden.

Wir gehen dabei am besten von dem jungen *Siredon pisciformis* (Fig. 6) aus und finden hier den schon bei der entwicklungsge- schichtlichen Einleitung hervorgehobenen Grundplan im Allgemeinen wiedergegeben.

Rechts und links von der Mittellinie liegen hinten die beiden mit der basalen Trabekular-Platte (*Ob*) schon vollkommen verwachsenen Gehörkapseln (*GK*) sammt dem hutförmigen Operculum (*Op*). Auch an der oberen Circumferenz des Foramen occipitale ist ein Zusammenfluss von beiden Seiten erfolgt.

Nach vorn hängen die beiden Labyrinthblasen mit den Trabekeln continuirlich zusammen und nach aussen und vorn sitzt der mit ihnen nicht verschmolzene, sondern ihnen nur angelagerte Suspensorial-Apparat, an dem man einen Quadrat- und Pterygoid-Theil (*Qu* u. *Ptc*) unterscheiden kann; an seiner hinteren Peripherie ragt ein kleines Knorpelspitzchen hervor, das auf der Abbildung mit keiner eigenen Bezeichnung versehen ist. Die Trabekel fliessen nach vorn zu der knorpeligen ethmoidalen Basal-Lamelle zusammen (*Is* Fig. 6), welche in ihrer Vorwärtsverlängerung sich zum Nasen-Septum verdickt und auch bei den ältesten Axolotln die ganze Höhe des Vorderkopfes durchsetzt. Sie besteht übrigens nicht durchweg aus hyaliner Knorpelsubstanz, sondern schliesst einen centralen Hohlraum ein, der zugleich etwas basalwärts gerückt ist. Demgemäss erhält man bei von der Dorsal-Seite vordringenden Horizontal-Schnitten zuerst ein noch ganz homogenes, nur aus Knorpel bestehendes Nasen-Septum. Beim zweiten Schnitt aber schon stösst man genau in der Mitte desselben auf eine Stelle, wo der Knorpel resorbirt ist und wie ausgenagt erscheint (Fig. 28 *Sept* † u. Fig. 34 \*). Auf der erstgenannten Abbildung sieht man die vordere und hintere Excavation des Septum von Bindegewebe (*Bg*) erfüllt und nach hinten und aussen davon bricht der vom Vorderhirn (*Ge*, *Ge*) entspringende

Olfactorius (*Olf*) unter pinselförmiger Ausstrahlung in die Nasenhöhle durch. Letztere ist in ihrer ganzen seitlichen Circumferenz von Hyalinknorpel (*NK*) gebildet und besitzt hinten in der Richtung des Pfeiles bei *n* eine feine Oeffnung für den Ramus nasalis Trigemini. Sehr merkwürdig und für mich rein unerklärlich ist eine auch schon von J. G. FISCHER l. c. bemerkte und abgebildete deutliche Anastomose zwischen dem Riechnerven und dem genannten Zweige des Quintus. Es steht eine solche Verbindung zwischen einem specifischen und ausser der Reihe spinaler Elemente liegenden Sinnesnerven und einem dem letzteren entschieden zugehörigen Theile in der vergleichenden Anatomie bis jetzt einzig da und ist wohl einer eingehenderen Untersuchung werth, als sie mir bei der vorliegenden Aufgabe möglich war.

Dringt man mit den Schnitten mehr in die Tiefe, so sieht man die centrale Höhle immer weiter sich ausdehnen und bemerkt, dass sie von dicht verfilztem Bindegewebe und einer Unmasse von Capillaren erfüllt ist (Fig. 29 *Bg*, *Ci*). Diese Ausfüllmasse ist noch viel stärker entwickelt bei ganz jungen Thieren, wo sie dorsalwärts von dem Septalknorpel gar nicht überwachsen ist, sondern frei unter den Frontalia zu Tage liegt (Fig. 30, 33 *Bg* [*Ci*]). Die in der Bindegewebsmasse eingestreuten Spindelzellen lassen auf's Schönste ihre Abkunft von Knorpelzellen, die zuerst strahlig werden, erkennen. Dies gilt namentlich für die dem Septal-Knorpel zunächst liegenden Partien.

Ist man endlich mit den Horizontal-Schnitten an der Ventralseite der Nasensecheidewand angekommen, so bemerkt man ganz vorn in der bindegewebigen Ausfüllmasse, unmittelbar am Abgang der aufsteigenden Praemaxillar-Fortsätze (*Pmx*, *Pra*) einen kleinen von spärlichen Drüsenschläuchen eingenommenen Hohlraum (Fig. 29, 33 *D*). Ich werde auf ihre Bedeutung später noch einmal zurückkommen, für jetzt sei nur so viel bemerkt, dass wir in der im Septum nasale gelegenen Höhle das Analogon des Cavum intermaxillare aller Salamandriden zu erkennen haben.

Ein sehr instructives Bild über das Zustandekommen der Nasenkapsel liefert ein Schnitt, welcher dicht neben dem Nasen-Septum in sagittaler Richtung durch den Schädel geführt worden ist (Fig. 32). Es handelt sich um ein 6 Centim. langes Thier und demgemäss liegt die knorpelige Nasenkapsel (*NK*) an ihrer Oberfläche zwischen Stirnbein (*F*) und der Praemaxille (*Pmx*) eine grosse Strecke weit bloss und ist nur von der äusseren Haut bedeckt, die auf der Abbildung nicht dargestellt ist. Ebenso wird das Knorpelgerüst nach unten zu

zwischen Praemaxillare und dem Vomer (*Vop*), nur von der Mundschleimhaut (*MS*) bedeckt, weiter nach hinten aber lehnt sich das Parasphenoid an dasselbe an (*Ps*). Die hyaline Nasenkapsel selbst wird an ihrer hinteren Circumferenz vom Olfactorius durchschossen, welcher sich hier wie bei allen übrigen Salamandriden sofort nach seinem Eintritt in einen ventralen und dorsalen Ast spaltet (*Olf*).

Zur allgemeinen Configuration der Naso-ethmoidgegend ist noch Folgendes nachzutragen. Die beim ganz jungen Axolotl im Verhältniss viel grösseren Choanen (Fig. 6 *Ch*) werden nach rückwärts von dem Antorbital-Fortsatz (*AF*) umsäumt. Letzterer liegt noch sehr eng der Nasenblase an und differenzirt sich erst später in der auf Fig. 44 *AF* angedeuteten Weise, und ist durch Bindegewebe *Bg* mit dem Geruchsack verlöthet. Letzterer gewinnt mehr und mehr an Ausdehnung, baucht sich in der Umgebung der äusseren Nasenöffnung (Fig. 44 *App*) mächtig empor (*NK*) und treibt nach vorn einen dem Zwischenkiefer zum Widerlager dienenden Fortsatz (*Pa*). Dadurch erscheint die schon beim jungen Exemplar zu bemerkende Höhlung an der vorderen Circumferenz des Nasen-Septum noch mehr vertieft (*Ci*).

Die ganze Nasenkapsel des Axolotl besteht somit aus Hyalinknorpel und nur eine kleine, in der Umgebung der Choane (Fig. 31 *Ch*) gelegene Stelle macht eine Ausnahme, insofern sie von einer Bindegewebsmembran ausgefüllt wird (*Bg*).

Auf der durch die Abbildungen 31 und 44 dargestellten Altersstufe ist schon eine vollkommene Verschmelzung des Suspensorial-Apparates mit der übrigen Schädelmasse, vor allem mit derjenigen Stelle des Trabekels zu Stande gekommen, welche man mit Alisphenoid zu bezeichnen gewohnt ist (*As*). Zugleich hat das vorher scharf zugespitzte Ende des Flügelknorpels (*Ptc*) eine keulige Auftreibung erfahren und hat sich bis in die Nähe des Antorbital-Fortsatzes nach vorn gestreckt. Man kann somit zwischen der Quadratknorpelmasse und dem Flügelknorpel einer- sowie zwischen diesem und dem Trabekel (Alisphenoid) eine continuirliche Verbindung constatiren, ein Verhalten, das auch sämmtlichen Ichthyodonten sowie auch einem Theil der meiodonten Salamandriden eigenthümlich ist. Ich hebe dies, um es nicht später wiederholen zu müssen, hiermit ausdrücklich hervor und mache auf die Figuren 65, 69, 71, 72, 74, 76, 95, 99, 106 aufmerksam.

Wie schon aus dem osteologischen Abschnitt zu ersehen war, handelt es sich beim alten, ausgewachsenen Axolotl dem jungen gegen-

über im Wesentlichen nur um eine Reduction des Knorpelschädels in der Labyrinth- und vorderen Trabekelgegend. Wenn man nun die Ausdehnung der die erstere betreffenden Ossificationszone in Erwägung zieht, so ist man genöthigt, den Schädel von *Ellipsoglossa* (Fig. 64, 65, 67) in gewissem Sinn als auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe stehen geblieben zu betrachten, als sie der geschlechtsreife Axolotl erreicht. Ich habe ja schon erwähnt, dass die Labyrinthgegend von *Ellipsoglossa* nach Art der Phanero- und Cryptobranchiaten durch einen queren, den Opercular-Apparat einschliessenden Knorpelgürtel in eine vordere und hintere Partie zerfällt werde.

An dem Punkte, wo die Pars ossea und hyalina vom Quadratum des letztgenannten Molches zusammenstossen, geht nach rückwärts ein ziemlich langer Knorpelstiel ab, welcher sich in ein Ligament verlängert, das sich mit dem Hyoid-Bogen verbindet (Fig. 65 *HF*). Ganz dasselbe Verhalten beobachten wir bei *Ranodon* und den beiden Salamandrella-Arten, nur dass hier der Knorpelstiel etwas kürzer ist (Fig. 69 *HF*). Im sonstigen Suspensorial-Apparat zeigt sich nur bei *Ranodon* eine Abweichung, die aber unser höchstes Interesse verdient. Nachdem nämlich der dünne spindelförmig aufgetriebene Pterygoidknorpel (*Ptc*) seinen Weg eine Strecke weit nach aussen und vorn verfolgt hat, hört er nicht, wie bei sämtlichen übrigen Salamandriden und Cryptobranchiaten frei auf, sondern fliesst continuirlich mit der in der Rinne der Oberkieferspange liegenden, vom Nasal-Gerüst entspringenden Knorpelspange (Fig. 69 † †) zusammen. Ich habe dieses sonst nur bei Anuren vorkommende Verhalten bei keinem andern geschwänzten Batrachier wahrgenommen und weiss nicht, wie es gerade bei diesem Molch zu Stande gekommen ist! Nur so viel ist klar, dass es sich um einen secundären Process handelt, der erst nach Ablauf der Larvenperiode aufgetreten sein kann. Dies ist schon daraus zu entnehmen, dass der Pterygo-palatin-Bogen bei sämtlichen Urodelen-Larven, wie schon oben erwähnt, nach vorn und einwärts geht und die nach aussen und vorn schauende Richtung erst nach und nach gewinnt: somit kann es sich auch erst nach Erreichung dieses Verhaltens um einen Contact des Oberkiefer- und Pterygoidknorpels gehandelt haben.

Letzterer wird bei *Ellipsoglossa* durch einen äusserst zarten, wellig geschwungenen Knorpelfaden dargestellt (Fig. 64 *Ptc*), welcher mit den Spitzen der Oberkieferspangen beinahe zusammenstösst.

Weder bei *Ranodon* noch bei *Ellipsoglossa* handelt es sich

um einen von der Nasenkapsel frei abstehenden Antorbitalfortsatz, er ist vielmehr eng mit jener verschmolzen und stellt die hintere Lippe der Choane dar (Fig. 65, 70 *AF*, *Ch*). Die in die Orbita hereinschauende knorpelige Nasenkapsel besitzt zwei Oeffnungen, eine grosse laterale von einem Gefäss durchbohrte und eine jener an Grösse nicht viel nachstehende mediale, durch welche wie bei allen Urodelen der Ram. nasalis Trigemini tritt.

Das nach vorn zu mehr oder weniger weit ausgedehnte knorpelige Alisphenoid streicht in seiner Rückwärtsverlängerung genau wie bei den Cryptobranchiaten an der Innenwand des Labyrinths vorbei und geht allmählig von der sagittalen in die horizontale Richtung über, wobei es sich, auf dem Parasphenoid aufliegend, mit dem der andern Seite verbindet und sich zugleich zwischen beide Occipital-Condylen nach hinten einschiebt. Es sind dies die Parachordal-Elemente PARKER's, welche nicht nur bei diesem Thier, sondern überhaupt bei allen Salamandriden in grösserer oder geringerer Ausdehnung zeitlebens persistiren. In ganz gleicher Weise wie bei *Ranodon* und *Ellipsoglossa* verhalten sie sich bei *Plethodon* und allen *Spelerpes*-Arten, ebenso bei der Gattung *Salamandra* (Fig. 71, 72 *Ob*), *Amblystoma*, *Anaides*, *Chioglossa*, und wahrscheinlich auch bei *Batrachoseps*. Nirgends aber erreicht die knorpelige Trabekular-Platte die den Cryptobranchiaten und Salamandriden-Larven (*Axolotl*) zukommende Ausdehnung.

Wie also an der Basis des Schädels in der unteren Circumferenz des Foramen occipitale eine Knorpelmasse getroffen wird, so besitzen auch alle Salamandriden, oder wie ich richtiger sagen würde, alle Urodelen insgesamt, ein hyalines Knorpelstück am oberen Umfang der genannten Oeffnung (Fig. 69, 71). Dies ist stets von viel geringerem Umfang als das untere und liegt entweder frei zu Tage als Commissur zwischen den in der Mittellinie nicht vereinigten Occipital-Spangen, oder rückt bei Vereinigung der letzteren an ihre untere Seite, wo es wie angekittet festhängt und sich auch noch in die Scheitelbeinregion erstrecken kann. Im letzteren Fall wird es gewöhnlich erst bei Anfertigung von Querschnitten entdeckt. Es gehört seiner Genese nach wohl zu den Labyrinthblasen (vergl. Fig. 24) und stellt eine dorsale Verwachsung derselben dar.

Die Verhältnisse des knorpeligen Nasengerüstes lassen sich nur an Querschnitten richtig erkennen und ich gehe deshalb zuerst zur Besprechung derjenigen über, die ich an *Salamandrella Keyserlingii* gewonnen habe.

Auf dem noch vor die äusseren Nasenöffnungen fallenden Schnitt (Fig. 39) erblickt man die mit Zähnen bewaffneten Alveolar-Fortsätze des Zwischenkiefers (*Pmx*): dorsalwärts von ihnen und zugleich der Mittellinie etwas genähert liegen zwei hyaline Knorpelbalken (*Tr*), die, wie aus Fig. 88 *prm* zu ersehen, nach vorn und einwärts geschwungene Ausläufer der medialen Nasenkapselwände darstellen. Nach auswärts aufwärts von ihnen trifft man auf den rings durch Knorpel begrenzten vordersten Blindsack der Nasenhöhle (*NK*).

Von oben her lagern sich die Processus ascendentes des Zwischenkiefers, an deren Unterfläche man (genau in ihrem Vereinigungspunct in der Mittellinie) einen kleinen Knorpelkörper entdeckt, der sich weit rückwärts zu einem Balken auszieht und einen Ausläufer des hyalinen Daches vom Nasenseptum darstellt. Er entspricht dem auch bei Salamandra vorkommenden und von mir schon früher l. e. berücksichtigten zungenförmigen Fortsatz (Fig. 71, 72, *ZF*): bei Ranodon (Fig. 70 *KZ*) ist er doppelt und man sieht hier sehr deutlich seine Zusammengehörigkeit mit der dorsalen Knorpelplatte des Internasal-Raumes (*Eth*<sup>1</sup>). Der ganze zwischen den Alveolar- und aufsteigenden Fortsätzen des Praemaxillare einer- sowie den Nasenkapseln andererseits liegende Raum wird von Drüseneschläuchen (*D*) erfüllt, welche sich auch noch auf dem zweiten Schnitt (Fig. 88 *D*) bemerklich machen. Sie umwachsen hier jedoch nicht mehr die untere Circumferenz der Nasenkapsel, sondern werden durch den schon oben erwähnten Fortsatz (*prm*) davon abgelenkt. An der medialen Seite der Nasenhöhle erscheint der Schnauzenast des Trigemini (Fig. 88 *n*).

Die beiden basalwärts liegenden Praemaxillar-Hälften (*Pmx*) sind auseinander gerückt und die Drüsenmassen werden in dem dadurch gebildeten Zwischenraum nur von der Mundschleimhaut (*MS*) umspannt. Auswärts von den Processus ascendentes (*Pra*) ist die vorderste Spitze des Nasale (*N*) aufgetreten. Drei Querschnitte (Fig. 98) nach hinten bekommt man einen von Drüsenmassen (*D*) erfüllten, mit Ausnahme der unteren Wand, welche von Seiten der Mundschleimhaut (*MS*) gebildet wird, ganz von Knorpelplatten begrenzten Internasal-Raum. Die beiden Seitenwände desselben sind vom Ramus nasalis Trigemini (*n*) durchbrochen, welcher an dieser Stelle aus dem Riechsack in die Internasal-Höhle tritt. Gleich im nächsten Schnitt sind die Seitenwände wieder intact. Unterhalb der dicht zusammenschliessenden Processus ascendentes des Zwischenkiefers (*Pra*) sind beide Nasenkapseln durch eine sanft gewölbte Knorpelspange commissurartig verbunden. Das Cavum nasale ist hier noch

rings von Knorpel umschlossen. weiter nach hinten treten unterhalb des Nasale und oberhalb der medialen Hälfte der Vomero-palatin Platten Lücken in demselben auf.

Je mehr man mit den Schnitten nach rückwärts geht, desto höher werden die Nasenräume und das Spatium internasale. Letzteres wird zugleich immer enger bis es schliesslich, ganz ähnlich wie bei *Amphiuma* (Fig. 57 \*), eine sagittal gestellte Knorpellamelle repräsentirt (Fig. 51 *Sept*), welche sich in zwei obere, fast rein transversell gestellte und in zwei untere, schräg nach abwärts auswärts gehende Fortsätze (*aa*, *a<sup>1</sup>a<sup>1</sup>*) gabelt. Die unteren schliessen zusammen mit der Mundschleimhaut (*MS*) einen pyramidalen Raum ein, in welchem die letzten, hintersten Ausläufer der oben geschilderten Drüsenmassen (*D*) liegen. Weiter nach hinten verschwindet dieser Raum und man hat ein dünnes, oben und unten in zwei Querschenkel auslaufendes Nasen-Septum vor sich. Unterhalb des unteren Querschenkels, in dem Raum zwischen beiden Vomero-palatina, liegt ein dicker Ausführungsgang der obgenannten Drüsen (Fig. 55 *DA*).

Rechts und links von der so gebildeten Nasenscheidewand ist von neuem ein Drüsenlager aufgetreten (*DD*). Am dicksten geschichtet liegen die Schläuche gegen die Median-Ebene zu, während sie am Boden und der Decke der Nasenkapsel höchstens in zwei bis drei Lagen angeordnet sind (*D''D'*). Durch fünf weitere Querschnitte hindurch bleibt das Drüsenlager eben so mächtig, ja gewinnt nach rückwärts zu sogar noch an Umfang; zugleich kommen auch die eine Strecke weit nur auf die Septal- und Oberkiefergegend beschränkt gewesenen Knorpellamellen der Nasenkapsel wieder mehr zur Geltung. So sehen wir nur auswärts von den oberen Schenkeln der Nasenscheidewand (Fig. 55 *aa*) eine kleine Lücke im Knorpel und eine grössere in der Vomero-palatin-Gegend (*D''*). Somit wird die ganze Innen- und Aussenwand, sowie die Decke und ein kleiner Theil des Bodens der Nasenhöhle von Knorpel gebildet. Ueberdies geht an der Aussenwand ein in die Oberkieferspange sich hinein erstreckender langer Fortsatz ab (Fig. 55 *Mc*).

Am Dache des Vorderkopfes sind die aufsteigenden Praemaxilarschenkel geschwunden und an ihre Stelle sind die vordersten Ausläufer der Stirnbeine (*F*) und über diesen die Nasalia (*N*) getreten. Auswärts von letzteren liegt das II. Praefrontale. Der Oberkiefer ist entfernt.

Noch weiter nach hinten findet man die Septallamelle bis auf ihren untersten Abschnitt geschwunden, dagegen hat sich die Basal-

lamelle (basales Ethmoidstück der Trabekel) mächtig verbreitert und bildet den knorpeligen Boden des vordersten Schädelraumes, an dem wir jetzt angelangt sind. Zwischen der knorpeligen Basallamelle (Fig. 78 *Sept*) und der Unterfläche der Stirnbeine (*F*) treffen wir einen von zwei grossen, gestreckt ovalen Oeffnungen (*Olf*) durchbohrten Vorhang aus Bindegewebe (*BgM*), welcher das Cavum cranii nach vorn zum Abschluss bringt.

Unterhalb der Basallamelle (*Sept*), zwischen ihr und den Vomero-palatina (*Vop*) liegt der Schnabel des Parasphenoids (*Ps*). Die auf der vorigen Figur hauptsächlich längs der Medianlinie gelagerten Drüsenschläuche erscheinen hier (*D*) lateralwärts von der Olfactorius-Oeffnung gedrängt, liegen nach oben von den Choanen im hintersten Theil der Oberkieferhöhle und werden dabei von allen Seiten von Knorpel umspannt (*Mc*). Diese Drüsenmassen sieht man auf der Figur 78 sehr deutlich an der Stelle \* den Oberkieferknorpel durchwachsen und ein Schnitt noch weiter nach rückwärts belehrt uns (Fig. 79 *AD*), dass sie aus dem vordersten Winkel der Augenhöhle stammen. Vergl. damit *Chioglossa* und *Salamandrina*.

Auf der Abbildung 79 sieht man die ethmoidale Trabekular-Platte sehr ausgedehnt und an ihren äusseren Enden verdickt (*r*). Nach oben zu unter der lateralen Partie liegt ein Knorpelbalken (*r'*), der an seiner Unterfläche Spuren perichondrostotischer Verknöcherung zeigt (*Oss*). *r* und *r'* sind die Enden des an seinem Vorderrand gespaltenen Orbitosphenoids. Vergleiche Fig. 69 † und Fig. 96 *r'r', r''r''*.

Zwei Schnitte weiter nach rückwärts sieht man sehr deutlich die Zusammengehörigkeit der ethmoidalen Trabekular-Platte mit den von vielem Fett erfüllten und auch noch Knorpelreste einschliessenden Orbitosphenoiden (*Os*). Beide zusammen bilden einen von Bindegewebe (*Bg*, vergl. auch die vorige Figur bei *Bg*) ausgekleideten kahnförmigen Raum, dessen Boden von Seiten des Parasphenoids und der Vomero-palatina noch verstärkt und dessen Dach von den Frontalia gebildet wird (*F* Fig. 86).

Nach hinten zu wird die basale Knorpelplatte immer dünner und schliesslich verschwindet sie ganz, um einer die Dorsalfläche des Parasphenoids bedeckenden Bindegewebsschicht Platz zu machen; zugleich nehmen die Orbitosphenoiden eine compactere Beschaffenheit an.

Aus dieser Darstellung wird man ersehen haben, dass das mit *Ranodon* sonst fast bis in's Einzelne übereinstimmende Cranium

von *Salamandrella* in Beziehung auf die Configuration des Nasengerüstes ziemlich stark von jenem abweicht. (Man vergleiche die Fig. 69 *NH*).

Ich reihe an diese Beschreibung von *Salamandrella Keyserlingii* diejenige des Schädels von *Plethodon glutinosus*.

Unmittelbar hinter der Symphyse des Zwischenkiefers erhält man auf dem Querschnitt Folgendes:

Zwischen den aufsteigenden Aesten der Praemaxille (Fig. 43 *Pra*) erhält man die auch bei *Salamandrella Keys.* beobachtete, von oben her nur von der äussern Haut bedeckte Drüsenmasse (*D*). Nach auswärts davon liegen die nur an ihrer oberen äusseren Seite offenen hyalinen Nasenkapseln (*NK*), welche an der Stelle des Zusammenstosses der *Processus ascendentes* und *alveolares* des Zwischenkiefers medianwärts einen Fortsatz (\*) abschicken.

Kurz dahinter (Fig. 100) sind die aufsteigenden Aeste (*Pra*) sehr reducirt und das Cavum internasale wird oben durch die äussere Haut, unten durch die Mundschleimhaut und seitlich von den knorpeligen Nasenkapseln (*NK*) abgeschlossen. Die medianwärts abgehenden Fortsätze der letzteren (\*) sind sehr zurückgebildet.

Die ganze Nasenkapsel mit Ausnahme des gegen die Mittellinie zu gelegenen Theiles vom Dache wird von Knorpel gebildet, welcher nur an der Stelle unterbrochen ist, wo der Oberkiefer an das Nasenbein anstösst.

Weiter nach rückwärts wird der Internasal-Raum immer enger und der Knorpel schwindet auch am Nasenboden zum grössten Theil, während er sich in der eigentlichen Oberkieferhöhle constant erhält. Ferner schwinden die Mittelstücke der medialen Wände der knorpeligen Nasenblasen und werden durch Bindegewebe (Fig. 129 *Bg*) ersetzt; oben (*Sept*) und unten davon liegen noch kleine Knorpelreste, wovon die ersteren zu einer unpaaren Platte zusammengeflossen sind. Aus der Abbildung ersieht man, dass der Boden des Nasenraumes fast ausschliesslich von den *Vomero-palatina* (*Vop*), und die Aussenwand vom *Maxillare* (*M*) gebildet wird. Oben liegen von aussen nach innen gezählt das *Praefrontale* (*Pf*), das *Nasale* (*N*) und die aufsteigenden Zwischenkieferfortsätze. Das im Internasal-Raum (*Cl*) liegende Drüsenlager ist sehr zusammengeschwunden (*D*).

In dem nächsten Schnitt (Fig. 81) ist die zwischen beiden Na-

senhöhlen liegende Knorpelmasse auf das dorsale Stück (*Sept*) reducirt; die basalwärts liegenden Reste auf der letzten Figur sind verschwunden und werden durch zwei in den bindegewebigen Boden der Nasenhöhle übergehende fibröse Vorhänge (*Bg*) ersetzt. Sie schliessen einen nach abwärts von der Mundschleimhaut (*MS*) begrenzten, pyramidalen Raum ein, in welchem die Drüsenschläuche (*D*) gelagert sind. Am Boden der Nasenhöhle findet sich nur ganz aussen, oberhalb der Vereinigung des Maxillare (*M*) und des Vomero-palatina (*Vop*) eine kleine Knorpelplatte (*Kv*) und auch der die Maxillar-Höhle auskleidende Knorpel ist auf jene Stelle reducirt, wo der Oberkiefer mit dem vorderen Stirnbein zusammenstösst (*Mu*). Zugleich ist er aber hornartig in das Cavum nasale hereingewachsen und wird bedeutend verlängert durch ein mit hohen Flimmerzellen (*FIE*) besetztes, weite, maschige Räume einschliessendes Bindegewebe (*Bg*), welches auch seine Ober- und Unterseite überzieht. In seinen Maschen liegen zahlreiche, kleine Drüsen und der Nervus infraorbitalis Trigemini (*n'*). Wir haben in dieser Bildung, welche als lange Leiste fast an der ganzen äusseren Circumferenz des Cavum nasale bis in die Choanengegend sich hinstreckt eine Muschelbildung von der vollkommensten Form zu erblicken. Somit tritt eine solche nicht erst, wie man bis jetzt annahm, bei den Anuren auf, sondern characterisirt schon die niedrigere Ordnung der Urodelen und man kann demgemäss im äusseren Bereich des Cavum nasale mit vollem Recht von einem Meatus inferior und superior sprechen. Ersterer verflacht sich nach hinten zu immer mehr, da die Concha mit dem Niedrigerwerden des Cavum maxillare hier mehr basalwärts rückt.

Im nächsten Schnitt (Fig. 49) hat sich der in der vorigen Figur mit *Sept* bezeichnete kegelförmige Knorpelzapfen sehr stark verlängert und erreicht ein die beiden dorsalwärts emporgebogenen Vomero-palatina (*Vop*) kuppelförmig verbindendes Ligament, während unterhalb der Kuppel die Drüsenschläuche zu Tage treten (*D*). Letztere liegen bereits in einer taschenartigen Aussackung des Cavum orale und werden von unten her durch die Mundschleimhaut umspannt.

Das Knorpelseptum verlängert sich, je weiter wir nach rückwärts gehen, immer mehr und stösst endlich mit den in der Mittellinie abgeflachten und eng zusammenstossenden Vomero-palatina direct ohne intervenirendes Bindegewebe zusammen. In demselben Moment ist auch die Drüsenmasse und die Concha verschwunden: das Cavum

maxillare wird wieder, wie wir dies weiter nach vorn beobachten konnten, von aussen unten und oben von Knorpel ausgekleidet, welcher letzterer in ganz gleicher Weise wie bei *Salamandrella Keyserlingii* (Fig. 78 *Mc*) einen langen Fortsatz in die Oberkieferspange hineinsendet.

Im hintersten Theil der Nasenhöhle angelangt (Fig. 82) begegnen wir einer unpaaren, mit Ausnahme der Mitte ihrer oberen Circumferenz ganz aus Hyalinknorpel (*NK*) gebildeten Kapsel. Oben wird sie von den Stirnbeinen, unten von den Vomero-palatina bedeckt. Ihr Inneres ist beinahe ganz von jenen Drüsenmassen erfüllt, wie wir sie auch bei der vorigen Art (Fig. 55 *D*) kennen gelernt haben. In der Mitte derselben finden sich starke Blutgefässe (*G*) und nach auswärts davon die schon in einen dorsalen und ventralen Ast gespaltenen Olfactorii (*Olf*). Noch weiter nach hinten stösst man auf denselben bindegewebigen Vorhang, wie er in Fig. 78 *BgM* dargestellt ist; er bildet wie dort die Scheidewand zwischen Cavum cranii und nasale.

Weder im Bereich der Trabekel noch in dem Basis- und Supra-occipital-Knorpel und ebenso wenig in den Occipital-Condylen findet sich eine primäre Kalksalzablagerung im Innern, sondern stets rückt die Ossification von der Peripherie gegen das Centrum vor. Es handelt sich somit hier ebenso gut, wie bei den Phänero- und Cryptobranchiaten um einen rein perichondrostotischen Verknöcherungsprocess. Ein sehr instructives Bild für diese Verhältnisse erhält man durch den Querschnitt auf Fig. 116, welcher gerade das Suspensorium (*Qu*<sup>1</sup>) durchsetzt. Oben und unten an demselben bemerkt man zarte Knochenauflagerungen (*Qu Qu*) und darüber liegt noch ein Stück des Squamosum (*Tp*). Ferner erkennt man sehr deutlich die doppelschenklige Verbindung des Suspensorium-Knorpels (\* \*) mit der Aussenwand des Labyrinths (*Lab*). Der untere Schenkel ist von letzterer abgegliedert (*abg*), der obere continuirlich mit ihr verbunden. Die Petrosa (*Pet*''') schieben sich unter den Scheitelbeinen (*P*) und oberhalb des Parasphenoids (*Ps*) sehr weit gegen die Mittellinie vor.

An das eben geschilderte Verhalten von *Plethodon glutinosus* schliesst sich dasjenige der Spelerpes-Arten ziemlich eng an, doch sind die die knorpeligen Nasenkapseln durchbrechenden Lücken

im Allgemeinen nicht so gross und das Septum nasale erreicht eine viel massigere Entwicklung, wie ich sie auf Fig. 45 (*Sept*) von *Spelerpes fuscus* dargestellt habe. Nach unten davon finden sich bei *D* die früher schon erwähnten Drüsenmassen. Der Schnitt geht durch die Vorderenden der Stirnbeine, also ungefähr durch die Mitte der Nasenhöhlen.

In welcher intensiver Weise sich auch die senkrecht gegen die Mittellinie hin sich erhebenden Vomero-palatina an der Herstellung des Cavum internasale beteiligen können, zeigte mir ein mexicanischer *Spelerpes*, dessen Species ich nicht näher zu bestimmen vermochte (Fig. 48 *Vop*). Beide Fortsätze werden von oben her von zwei in der Mittellinie verbundenen Knorpelspangen (*Sept*) umklammert und zwischen ihnen finden sich Drüsenmassen, welche nach abwärts von der Mundschleimhaut (*MS*) umspannt werden. Etwas weiter nach vorn ist die Knorpelmasse ganz verschwunden und die Spitzen der Vomero-palatina erreichen direct die Unterfläche der hier merkwürdigerweise unpaaren Pars ascendens ossis praemaxillaris. Somit existirt hier ein sonst nur für *Desmognathus* und die Tritonen charakteristisches ganz knöchernes Cavum intermaxillare s. internasale. Die obgenannte Knorpelspange wächst in um so höherem Grade basalwärts gegen den Nasenboden, als wir mit den Schnitten weiter nach rückwärts gelangen: schliesslich beobachten wir ganz dasselbe Septum cartilagineum nasi wie bei *Salamandrella Keys.* und *Plethodon* (Fig. 49, 85 *Sept*). Auch diesem Thier kommt eine deutlich ausgeprägte *Concha* zu.

Eine weitere Illustration zu dem Verhalten des Nasengerüstes der *Spelerpes*-Arten gibt die Figur 108. Dieselbe ist dem Schädel des *Spelerpes fuscus* entnommen und man sieht von unten her durch die weiten Lücken im Boden der Kapseln in die beiden Nasenhöhlen Cav. nas. hinein. Vorn und aussen liegt die rings von Knorpel umschlossene Apertura nasalis externa (*Apn*) und von vorn her sind die beiden Nasenblasen durch einen tiefen Einschnitt getrennt (*Ci*). Die denselben erfüllenden Drüsenmassen sind auf dem Präparat entfernt. Nach rückwärts davon findet sich das Septum nasi (*Sept*, *Eth*), welches sich hinten über den Parasphenoidschnabel wegschiebt und zugleich eine starke Verbreiterung erfährt (vergl. die das Parasphenoid auf der Abbildung durchsetzende, geschwungene Querlinie). Seitlich davon hängt es durch zwei Knorpelspangen, (*r'*) mit den beiden Schenkeln des Orbitosphenoids (Trabekels, *r''r'''* und Fig. 96 *r''r'''*) zusammen. Dadurch entsteht ein Schlitz, durch

welchen der Ramus nasalis Trigemini (Fig. 96, 108 *n*) von der Orbita in das Cavum nasale tritt.

Die diese Oeffnung ventralwärts begrenzen- de Spange (*n*) ist der mit dem Hinterrand des knorpeligen Nasenbodens verschmolzene Antorbital-Fortsatz oder der »Gaumenfortsatz« der deutschen Autoren (*AF*). Bei *Mc* setzt sich letzterer unter starker Zunahme seines Volums in Form eines schnabelartigen Hakens in die Oberkieferspange hinein fort.

Welchen Bezirk der bei den Spelerpes-Arten in hyalinem Zustand verharrende, hinterste, mit der prootischen Region zusammenstossende Abschnitt des Trabekels einnimmt, ist sehr gut aus der Fig. 96 *Lo* zu ersehen. Der Knorpel ist vollständig herausmacerirt und so ist eine grosse nach rückwärts mit dem Trigemini-Loch communicirende Oeffnung entstanden, welche nach vorn vom Orbitosphe- noid (*Os*), nach rückwärts von der Regio prootica (*Pet*), nach oben vom Parietale (*P*), und nach abwärts vom Parasphenoid (*Ps*) be- grenzt wird.

Eine weitere Erläuterung für den Aufbau des Schädels der lechriod- ontent Salamandriden geben die Figuren 69 (*Ranodon*) und 71, 72 (*Salamandra*).

Bei beiden bemerkt man ein viel vollkommeneres, von keinen Lücken unterbrochenes Dach der Nasenkapseln (*NK*): auch der Boden (Fig. 72 *NK*) zeigt einen geringeren Ausschnitt, als bei *Spelerpes fuscus*. Ueberdies existirt auf der Aussenfläche der Knorpel- blasen (Fig. 71 *NK*) eine kleine runde Oeffnung (*n'*) zum Durchtritt des Ramus infraorbitalis Trigemini.

Bei *Ranodon* und *Salamandra* beobachten wir bezüglich des Antorbital-Fortsatzes genau das bei *Spelerpes* geschilderte Ver- halten, was auch in Beziehung auf die die Regio prootica ventral- und dorsalwärts umgreifenden Spangen des Suspensorium-Knorpels aufrecht zu erhalten ist.

---

Was endlich meine am Tritonen-Schädel mittelst Querschnitten angestellten Studien betrifft, so haben mir diese bei *Trit. virides- cens* folgende Resultate ergeben:

Auf dem ersten Schnitt (Fig. 35) bemerkt man in der Mitte zwischen beiden Nasenkapseln (*NK*), welche letztere unten, innen und oben hyaliner Natur sind, ein unpaares knöchernes Septum (*Sept*).

Nach abwärts trägt es an einer etwas erweiterten Stelle eine haarfeine Oeffnung (\*), schnürt sich darauf stark ein und breitet sich zu einer breiten das Mundhöhlendach begrenzenden Platte aus (*Pm.v.*, *Pr.pal*). Ich brauche wohl kaum hinzuzufügen, dass wir in diesem Knochen die synostotisch vereinigten *Processus descendentes* und *palatini* des Zwischenkiefers zu erblicken haben. Die obgenannte feine Oeffnung ist der vorderste Ausläufer der Zwischenkieferhöhle, somit die Andeutung eines früheren Zerfalls des Knochens in zwei Hälften. Sie rückt, je weiter wir nach rückwärts gehen, immer weiter nach oben und dehnt sich zugleich nicht unbeträchtlich aus (Fig. 117 \*). Schliesslich bricht sie nach oben durch und fliesst mit der wesentlich von den senkrechten Fortsätzen der *Nasalia* (*N*) gebildeten Zwischenkieferhöhle zusammen. Zu gleicher Zeit ist die knorpelige Nasenkapsel auf die mit (*NK*) bezeichneten Reste reducirt.

Genau in die Rückwärtsverlängerung des nun in zwei Hälften getheilten Hinterendes der *Pars descendens ossis praemaxillaris* fallen die absteigenden Fortsätze der *Frontalia* (vergl. Fig. 109 *F*), und letztere stossen bekanntlich auch mit den Leisten der *Vomero-palatina* (Fig. 109 *Pr.*, *Vop*) zusammen. Alles dies wird sehr anschaulich durch die Querschnitte 118, 119, 121, woraus zugleich hervorgeht, dass die Fortsätze der *Vomero-palatina* nach hinten zu immer weiter nach oben rücken und dass andererseits die *Processus frontales* (*F*) von den an ihrem unteren Rand gespaltenen *Nasalia* (*N*) förmlich in die Klemme genommen werden.

Figur 121 zeigt uns die Stelle, wo die vorher nur zwischen *Frontalia* und *Nasalia* gelagerten Drüsenmassen (*D*) durch die auseinander weichenden Stirn- und Pflugscharfortsätze durchpassiren und nach abwärts bis an die Mundschleimhaut (*MS*) gelangen. Es ist damit ein die ganze Höhe des Schädels durchsetzendes *Cavum internasale* geschaffen, dessen Wände immer mehr in eine gegenseitige Parallelstellung gerathen und weiter nach hinten ganz verschwinden, um von den medialen Wänden der hyalinen Nasenkapseln ersetzt zu werden (Fig. 122 *NK*). Auf dieser Abbildung sind die *Vomero-palatina* und *Nasalia* (*Vop* u. *N*) schon dem Verschwinden nahe, während die hyaline Nasenkapsel an Ausdehnung wieder zugenommen hat und nur am Boden durchbrochen ist (*Ch*). Nach aussen liegt der Oberkiefer (*M*).

Der von reichen Drüsenlagern erfüllte Internasal-Raum ist viel weiter geworden und wird unten von Knochen (*Vop*), seitlich von

den knorpeligen Nasenkapseln und oben von dem Integument (*AII*) begrenzt.

Ich habe noch nachzutragen, dass kurz hinter der Stelle, wo die Fortsätze der Frontalia und Vomero-palatina schwinden, der die Internasalhöhle begrenzende Knorpel jederseits eine weite Oeffnung besitzt, wodurch die Drüsenschläuche massenhaft in das Cavum nasale eindringen (Fig. 120 *v*), kurz dahinter sind die Knorpelwände wieder geschlossen und verhalten sich in dem obigen Sinne.

Kaum ist man jedoch um zwei Querschnitte weiter nach rückwärts gelangt so schwinden die Knorpellamellen aufs Neue und werden mit Ausnahme ihres basalen Theiles (Fig. 124 *Tr*) durch bauchig nach aussen getriebene Bindegewebslamellen (*Bg*) ersetzt. Das Verhalten des Vomero-palatinum, der Frontalia und Praefrontalia geht aus der Abbildung so deutlich hervor, dass ich nichts hinzuzufügen brauche.

Bemerkenswerth ist die grosse, das ganze Lumen des Schädelrohres erfüllende Drüsenmasse (*D*).

Wir befinden uns auf diesem Schnitt in dem hintersten Bezirk der hier gewaltig verengten Nasenhöhlen (*NK*) und im nächsten Schnitt (Fig. 126) ist von letzteren gar nichts mehr zu sehen. Wir sind nämlich bereits im vordersten Abschnitt des Cavum cranii angelangt und treffen auch hier die in grosser Menge eingewanderten, von den beiden noch ungespaltenen Olfactorii (*Olf*) durchsetzten Drüsenmassen (*D*). Seitlich liegen die hyalinen Vorderenden der Trabekel Orbitosphenoide und zeigen eine continuirliche Verschmelzung mit Praefrontale und Frontale (*F* u. *Pf* rechte Seite: nach unten stossen sie an die Vomero-palatina, zwischen welchen sich bei (*MS*) die Mundschleimhaut ausspannt.

Die Abbildung 123 betrifft einen Querschnitt, welcher durch die Mitte der Stirnbeine geht. Man beachte die absteigenden Orbitalfortsätze dieser Knochen, sowie die topographischen Beziehungen der Orbitosphenoide, der Vomero-palatina und des Parasphenoids (*Os*, *Vop* u. *Ps*). Bemerkenswerth sind die selbst bei diesem hoch entwickelten Thiere erhaltenen theils luftohlen, theils von Knorpel und Fett erfüllten Lücken im Stirnbein- und Orbitosphenoid (*K*, *F*, *U*). Erst in der Nähe des Foramen opticum hört jede Spur davon auf.

Noch mächtigere, unter rechtem Winkel von der Dorsalfläche abgeknickte Orbitalfortsätze erzeugen die Scheitelbeine (Fig. 127 *Pr. orb.*). Sie stossen nach abwärts an den knorpeligen Theil der RATHKE'schen Schädelbalken (*AS*, Alisphenoide), die ich bei älteren

Thieren von aussen her mit einer Knochenkruste überzogen fand; dasselbe gilt auch für *Triton alpestris*, doch sind hier die Knorpel-massen stets kräftiger ausgeprägt. Nach unten davon liegt das napfförmig erscheinende Parasphenoid (*Ps*).

Der Schnitt auf Fig. 125 geht gerade durch den Anfang der prootischen Region. Der Orbitalfortsatz des Parietale (*Prorb*) stösst an die noch mit Knorpelspuren versehene obere Wand des Trigemini-scanales (*Tg*); die untere Wand (*Kn*) vereinigt sich mit dem Parasphenoid (*Ps*). Sehr klar liegen die Beziehungen des Suspensorium - Knorpels (*Qu'*) zum Petrosum (*Pet* u. *Pet'*) einer-sowie zum Os pterygoideum (*Pt* \*) und dem Squamosum (*Tp*) anderer-seits; namentlich deutlich ist das Articulations-Verhältniss zwischen dem dorsalen Schenkel des Suspensorium (\*) und dem anstossenden mächtigen Gelenkkopf der Regio prootica (*GK*). Unter ihm liegt ein kleines Gefäss (*G*).

Auf dem nächsten Schnitt (Fig. 128) ist bereits die Labyrinth-höhle (*Lab*) eröffnet; für die übrigen Verhältnisse gelten die Bezeichnungen der letzten Figur.

Sehr instructiv ist der Schnitt auf Fig. 130; er entstammt dem Schädel des *Triton alpestris* und zeigt sehr hübsch das Verhält-niss der Bogengänge (*Bgg*) und die natürliche Stellung des Opercu-lum (*Op*); die beiden anstossenden Ränder des Petrosum (*Pet* \*\*\*) sind mit Knorpel überzogen. Die Labyrinthhöhle ist bedeutend er-weitert und gegen das Cavum cranii durch eine feste Knochenwand (*Pet''*) abgeschlossen. Letztere geht nach abwärts in den dem Pa-rasphenoid aufgelagerten Boden der Petroso - occipitalia über und stösst in der Mittellinie durch eine Knorpelcommissur (*Ob*) mit der andern Hälfte zusammen. Es ist dies der letzte Rest der von mir schon zu wiederholten Malen mit dem Namen »basi-occipitale Knor-pelspange« belegten hyalinen Masse. (Vergl. Fig. 12 *Ob*, Fig. 25 *Ob*, Fig. 69, 72 *Ob* etc.) Die mit *f* bezeichneten Bezirke des Knochens sind mit Fett gefüllt und waren jedenfalls dem Knorpelzustand noch nicht lange entwachsen.

Weiter nach hinten (Fig. 83) sind Scheitelbeine und Parasphe-noid verschwunden und das Schädelrohr wird nun einzig und allein durch die beiden Petroso-occipitalia dargestellt, welche sich ventral-wärts und dorsalwärts vereinigt haben. Dies geschieht in der erst- genannten Richtung durch die auf dem vorigen Schnitt schon er-wähnte, hier aber noch viel mehr in knorpeligem Zustand erhaltene Basi-occipital-Spange (*Ob*). Auswärts davon liegen im Knochen

die oben erwähnten mit Fett, Luft und Knorpel erfüllten Hohlräume (*f*, *l*).

Die dorsale Vereinigung der Petroso-occipitalia geschieht durch die von mir früher sogenannte dicke Supra-occipital-Knorpelspanne (*Os*). Auch seitlich von ihr finden sich in dem starken Knochen einzelne Knorpel-Inseln eingesprengt. Man vergleiche damit die Schilderungen und Abbildungen der Crypto- und Phanerobranchiaten, sowie diejenigen der lechriodonten Salamandriden (Taf. XIX bis XXIII).

Der letzte von mir angefertigte Schnitt am Schädel des *Triton alpestris* zeigt einen Schwund des basi- und supra-occipitalen Knorpels (Fig. 84 *Fask* und *Bg*). An die Stelle des ersteren ist Faserknorpel-, an die des letzteren reine Bindegewebsmasse getreten. Sehr hübsch sieht man den durch Seitenbänder (Fig. 83, 84 *Lgt*) in Suspension erhaltenen mittleren Fortsatz des ersten Halswirbels (*Atl*). Die Beteiligung der verschiedenen Gewebelemente an seiner Herstellung ist durch drei verschiedene Farbentöne dargestellt.

Ferner ist auf der Abbildung 84 der Durchschnitt des Occipital-Condyls (*Cocc*) und die Lage des Vagus (*Vg*) in seinem weiten Canale deutlich zu sehen.

Zum Schlusse noch ein Wort über einige am Schädel der *Salamandrina persp.* gewonnene Schnitte. Es war mir namentlich darum zu thun, die gegenseitigen Beziehungen der Stirnbeine, des Zwischenkiefers und der Vomero-palatina ins richtige Licht zu stellen. Ich habe deshalb auch horizontale Flächenschnitte und solche, die in sagittaler Richtung geführt wurden, zu Hülfe genommen.

Die Fig. 133 stellt einen Querschnitt dar, der zwei Millim. hinter der Schnauzenspitze gewonnen wurde. Man sieht das mit Ausnahme seines Daches ganz vom Zwischenkiefer (*Pmx*, *Pr.pal*) gebildete Cavum intermaxillare von vielen Drüsenschläuchen erfüllt (*D*; letztere werden von oben her durch das Integument zugedeckt (*AH*). Ausser der Praemaxille beteiligt sich an der Herstellung der knöchernen Nasenkapsel das Nasale (*N*) und die Maxille (*M*). Abgesehen von der dem letztgenannten Knochen entsprechenden Circumferenz des Cavum nasale wird dieses von einer continuirlichen Knorpelmasse ausgekleidet (*NK*), welche eine Art Duplicatur der betreffenden Knochen repräsentirt. Auf die Knorpellage folgt nach einwärts ein 1—2 schichtiges Drüsenstratum (*D*) und an dieses schliesst sich das in einem mit seiner Concavität auswärts schauenden

den Halbmond angeordnete Riechepithel (*REp*) : auswärts liegt gewöhnliches Schleimhaut-Epithel (*SEp*).

Drei Schnitte weiter nach hinten beginnt das Vomero-palatin (Fig. 132 *Vop*) sich an der Herstellung der Aussenwände des Cavum intermaxillare zu betheiligen. Die kürzer gewordenen Processus descendentes des Zwischenkiefers werden von jenen und den Nasalia (*N*) in die Mitte genommen, bis sie endlich ganz verschwinden, um von den hoch emporgewachsenen Fortsätzen der Vomero-palatina (Fig. 134 \*) ersetzt zu werden. Diese erreichen in der Nähe der Schädeloberfläche die Nasalia (*N*) (vergl. Fig. 46 *zz* meiner Arbeit über Salamandrina) und somit existirt eine Stelle im Schädel, wo die von den Drüsen erfüllte Zwischenkieferhöhle einzig und allein von den Ossa vomero-palatina gebildet wird.

Von oben her kommt, wie auch bei den letzten Schnitten zu sehen war, die äussere Haut (*AH*) zu Hülfe.

Die Knorpelkapsel (*NK*) der Nasenhöhle ist sehr zurückgebildet, sie findet sich nur noch am Boden, an der Innenwand und theilweise am Dache derselben.

An die Stelle der senkrecht aufsteigenden Fortsätze der Vomero-palatina sehen wir auf der Abbildung 137 die mit ihren medialen Rändern in das Cavum intermaxillare herabwachsenden Stirnbeine (*F*, *l*) treten und finden sie durch eine Lücke von den ersteren getrennt. Dadurch communiciren beide Höhlen mit einander und der Ramus nasal. Trig. gelangt, wie ich früher schon gezeigt habe, dadurch von der Nasen- in die Zwischenkieferhöhle.

Als neuer Knochen ist das Praefrontale (*Pf*) in die Umgrenzung der Nasenhöhle eingetreten. Die knorpeligen Kapselstücke (*NK*) sind auf die äussere und innere Circumferenz des Cavum nasale beschränkt.

Zwischen der inneren Wand des Oberkiefers und der anlagern den Knorpellamelle entdeckt man den Thränennasengang (*D'*).

Das auf der vorigen Figur schon eingeleitete Flacher- und Flacherwerden des Vomero-palatinum ist auf dem Querschnitt (Fig. 138 *Vop*) noch weiter gediehen. Zugleich hat es sich von den unteren Enden der Stirnbeine (*F* \*) noch mehr zurückgezogen, so dass die knorpeligen Nasenkapseln in den dadurch entstehenden Spaltraum hereinwachsen können. Sie erreichen sich erst auf der Fig. 139 vollkommen und werden vorderhand noch durch eine dünne Lage fibrösen Gewebes (*Bg*) in der Mittellinie vereinigt.

Wir haben es hier wieder, wie man leicht erkennen wird, mit der

ethmoidalen Basalplatte der Trabekel zu schaffen (vergl. Fig. 30, 36, 78 u. 79).

Diese Trabekularplatte wird im nächsten Schnitt (Fig. 143) von den beiden basalwärts mächtig ausgewachsenen und mit zangenartigen Rändern (\* \*) versehenen Stirnbeinen in die Klemme genommen und erscheint in ihrem Volum bedeutend reducirt. Zugleich haben die beiden Stirnbeinfortsätze (\*) an ihrem oberen Ende einen medianwärts und aufwärts sich erstreckenden Auswuchs (†) getrieben, welcher die Drüsenschläuche (*D*) theilweise von oben her zudeckt.

Lateralwärts, gegen die Nasenhöhlen zu liegt der mächtige zwischen die knorpeligen Kapseln (*NK*) eingefügte Olfactorius (*Olf*) und nach unten zu schliessen sich an das ganze Gefüge die Vomero-palatina (*Vop*).

Im nächsten Schnitt schon trifft man auf die von mir so genannten Processus uncinati ossis frontis (Fig. 112 *III*, *III'*), welche einen vollkommen knöchernen Abschluss des Cavum cranii nach vorn zu Stande bringen. Oben gehen sie in die Hauptmasse (*F*) des Stirnbeines über und seitlich von ihnen erheben sich die hier rein hyalinen Schädelbalken (*Os [Tr]*), welche nach abwärts den Vomero-palatina (*Vop*) wie einem Postamente aufsitzen.

Diese drei Elemente zusammen erzeugen auf eine sehr merkwürdige Weise eine Lamina cribrosa, durch die der Olfactorius (*Olf*) in die Nasenhöhle tritt.

Als weitere Illustration zu dem hier geschilderten Verhalten der Regio ethmoidalis von dem italienischen Brillensalamander mag die Abbildung 114 dienen. Es handelt sich dabei um einen Sagittal-Schnitt seitlich von der Median-Ebene und man sieht den Proc. uncinatus (*III* [*Eth*]) des Os frontale (*F*) in weitem Schwunge das Vomero-palatin (*Vop*) erreichen und die Schädelkapsel abschliessen. Nach vorn davon liegt die ethmoidale Trabekular-Platte im Querschnitt und noch weiter nach vorn, bis zum Zwischenkiefer (*Pmx*) sich erstreckend, finden wir die oft besprochenen Drüsenmassen (*D* [*Ci*]), welche von oben her vom Integument (*AII*) umspannt werden. Noch deutlicher erscheint dies Alles mit Zuhilfenahme des horizontalen Flächenschnittes auf Fig. 26, wo ich dieselben Bezeichnungen gebraucht habe, wie im vorigen Fall, so dass es überflüssig wäre, darüber noch viele Worte zu verlieren. Ich mache nur auf die Lage des Gehirns (*Ge*) und des Olfactorius (*Olf*) aufmerksam.

Ich habe absichtlich neben diese Abbildung von Salamander-

drina diejenige eines Flächenschnittes des Vorderkopfes von Triton taeniatus gestellt (Fig. 27).

Es springt dadurch die Differenz im Organisationsplane Beider sehr in die Augen: dort der derbknochige Abschluss des Schädelcavum und die weit nach rückwärts sich erstreckende allseitig von Knochen begrenzte Intermaxillar-Höhle — hier die zarte, bindegewebige Abgrenzung der beiden Höhlen, wovon die vordere (*Ci*) nur etwa in zwei Dritteln ihrer Länge von Knochen flankirt wird (*Pmx*, *Sept*) und nach rückwärts zu eine weite Communications-Oeffnung mit den beiden Cava nasalia erkennen lässt. Bei beiden sieht man den Ram. nasalis Trig. (*n*) die hintere Nasenwand durchbohren und bei Triton alpestris gesellt sich auch noch ein Gefäss (*G*) hinzu.

Die Fig. 113 stellt einen Sagittalschnitt von Salamandrina seitlich vom Cavum intermaxillare dar. Die Nasenkapsel (*NK*) ist eröffnet und man sieht durch den Orbitalfortsatz (*Pf*, *Pf*<sup>1</sup>) des Praefrontale einen Drüsenschlauch (*D*<sup>\*</sup>) in dieselbe von der Augenhöhle her eindringen. Ich habe diese Drüse schon früher (l. c.) aufgefunden, konnte aber damals ihres Ausführungsganges nicht ansichtig werden. Dass eine solche, in die Nasenhöhle eindringende Drüse den verschiedensten allen? Salamandriden zukommt, habe ich weiter oben anlässlich der Beschreibung des Schädels der Salamandrella und Chioglossa erwähnt. — Fig. 115 zeigt, dass auch bei Salamandrina ein knorpeliges Alisphenoid, wenn auch in minimaler Form (*Asc*) und von aussen durch Knochensubstanz (*As*) überlagert, vorhanden ist. Nach auswärts aufwärts davon liegt das Trigemulus-Loch (*Tg*), was beweist, dass wir uns auf dem Querschnitt in der Regio prootica befinden. Ein von der Scheitelregion und zwar vom Processus orbitalis derselben ausgehender, nach auswärts und abwärts laufender Knorpelfaden *Kn* ist mir in seiner Bedeutung nicht klar geworden und erfordert deshalb eine neue Untersuchung.

Zum Schlusse will ich noch einmal bemerken, dass allen Tritonen ohne Ausnahme ein knöchernes Flügelbein zukommt, das in seinem Innern stets einen, wenn auch minimalen Rest einer Cartilago pterygoidea einschliesst (Fig. 111 *Ptc*, Fig. 131, 136, 140, 144 *Ptc*). Zuweilen ist letzterer auch nur in einer Rinne auf der Dorsalseite des Knochens gelagert, stets aber hängt er nach rück-

wärts, genau wie bei den Cryptobranchiaten und den lechriodonten Salamandriden mit dem mehr oder minder entwickelten Quadratknorpel (Fig. 111) zusammen. Dass der bei den letztgenannten Gruppen zum Alisphenoid ziehende Fortsatz der Cartilago pterygoidea unter gewissen Verhältnissen bei den Tritonen fehlen kann, ist selbstverständlich. Die Figur 111, wo an der Stelle *As* eine derbe Verknöcherung aufgetreten ist, liefert ein solches Beispiel.

Nachdem ich damit alle Detailverhältnisse des Craniums der Urodelen genau geschildert habe, gehe ich zur Beschreibung des Zungenbein-Kiemenbogen-Apparates über.

### Der Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat.

Dieser Theil des Kopfskelets ist viel leichter und bequemer darstellbar, als das eigentliche Cranium und darin mag wohl der Grund liegen, dass er von jeher eine eingehendere Berücksichtigung von Seiten der Anatomen erfahren hat.

Das beste hierüber existirende Werk entstammt der Feder J. G. FISCHER'S l. c., leider verbreitet es sich aber fast ausschliesslich nur über die Phanero- und Cryptobranchiaten und die Salamandriden werden kaum berücksichtigt. Ganz dasselbe gilt für das oben citirte HYRTL'sche Werk über Cryptobranchus, worin die höhere Urodelengruppe ebenfalls sehr kurz abgespeist wird.

Trotz der vorzüglichen Leistungen FISCHER'S sehe ich mich doch genöthigt, noch einmal von unten aufzubauen und auch die beiden niedersten Tribus der geschwänzten Amphibien mit in den Kreis dieser Betrachtungen zu ziehen. Es ist dies um so mehr angezeigt, als wir hierin den ursprünglicheren Typus dieses Apparates zu erkennen und somit hier den Schlüssel zu suchen haben, der uns das Verständniss der stark modificirten Verhältnisse im Kiemenskelet der Urodelen eröffnet.

Was zunächst Siren betrifft (Fig. 10 und Fig. 18), so tritt uns hier ein Bogensystem entgegen, das jederseits aus fünf Gliedern besteht, wovon nur drei die in der Mittellinie gelegenen zwei Copulae, das Basi-branchiale I u. II (*Bbr I, II*) direct erreichen. Die zwei hintersten und zugleich kleinsten Bögen legen sich nach Art der »falschen« Rippen des Menschen immer nur an das proximale Ende ihrer Vorgänger an (*Epr III, IV*).

Die Form des Basibranchiale I stellt einen Doppelkegel oder eine Art Sanduhr dar mit stärkerem Vorder- und schwächerem Hinterende; ersteres ist vorn kugelig abgerundet, letzteres quer abgestutzt. Mehr stabartig und wie ein umgestürztes Kreuz mit schräg gegen die Längsaxe abgebogenen Querarmen erscheint das Basibranchiale II.

Der erste Kiemenbogen, das Hyoideum, oder wie ich ihn mit den englischen Autoren nennen will, das Keratohyale (Fig. 10, 1S *KeH*), ist weitaus der mächtigste Theil des ganzen Bogensystems; er articulirt vorn mit tief ausgehöhlter Gelenkfläche mit dem Basibranchiale I, schnürt sich dann nach rückwärts stark ein, um sich gleich darauf wieder zu verdicken; von dieser Stelle an verjüngt er sich ganz allmählig gegen sein Hinterende. Seine Richtung geht anfangs parallel dem Unterkiefer dann aber läuft die Spange hinauf zur Labyrinthgegend, wo sie in eine Parallele mit dem Squamosum zu liegen kommt und schliesslich noch das Hinterhaupt um ein Beträchtliches überragt (Fig. 1S *KeH*). Die hier in Betracht kommenden Bandmassen werde ich in zusammenfassender Weise für alle Urodelen erst bei Abhandlung des Opercular-Apparates beschreiben.

Der erste eigentliche Kiemenbogen, das Keratobranchiale I, stösst mit seinem vorderen verjüngten Ende einerseits an die Hinterfläche des Basibranchiale I, andererseits an den vordersten Ausläufer des sehr dünnen Keratobranchiale II. Beide Keratobranchialia zeigen sich in der Gegend ihres Zusammenstosses mit den zugehörigen Epibranchialia aufgetrieben.

Sämmtliche Epibranchialia bestehen aus Hyalinknorpel und übertreffen die knöchernen Keratobranchialia weitaus an Volum; auch das distale Ende des Keratohyale ist auf eine weite Strecke hyalin. Das vorderste Ende des letzteren, sowie dasjenige des Basibranchiale I besitzt ebenfalls einen knorpeligen Ueberzug, den man vielleicht mit dem Hypohyale (*HpH*) und dem Basihyale (*BsH?*) der Fische in eine Parallele stellen darf. Dass sich am Zusammenstoss des Hinterendes vom Basibranchiale I und den Keratobranchialia I, II knorpelige Apophysen finden, lehrt ein Blick auf die Figur 10. Ohne jegliche knorpelige Elemente bleibt nur das Basibranchiale II.

Eingliederig sind somit unter allen Kiemenbogen nur der dritte und vierte, welche durch die Epibranchialia III, IV hergestellt werden.

An den Kiemen-Apparat von *Siren lacertina* schliesst sich nicht, wie man vielleicht erwarten könnte, derjenige der übrigen Phanerobranchiaten, sondern derjenige der Cryptobranchiaten, vor allem der-

jenige von *Menopoma* und *Cryptobranchus* an. Beide besitzen eine grosse Aehnlichkeit, so dass ich mich darauf beschränken will, nur denjenigen des ersteren zu schildern (Fig. 23).

Vor allem imponirt das wahrhaft monströs entwickelte Keratohyale (*KeH*), das nur eine kleine Knocheninsel in seinem proximalen Ende einschliesst. Die ganze übrige Masse ist hyalin und besteht aus drei Gliedern 1) dem eigentlichen Keratohyale. 2) dem Hypohyale (*HpH*) und 3) dem Basihyale (*BsH*). Letzteres schliesst sich in der Mittellinie eng an das der andern Seite an und erzeugt mit ihm einen nach hinten offenen Winkel, in dem ein kleines dreieckiges Knorpelstückchen eingelassen ist. Ich betrachte dieses als die rudimentäre Copula des Zungenbeinbogens. FISCHER stellt diese Verhältnisse auf seiner Taf. I Fig. 6 wesentlich anders dar, was ich mir nicht erklären kann; möglich, dass bei sehr alten Thieren eine Reduction der Theile eintritt.

Die beiden ersten Keratobranchialia und Epibranchialia zeigen in ihrem Verlauf grössere oder kleinere Knochenzonen, welche auf dem vorderen Paar durch ein Versehen des Lithographen durch keinen besonderen Farbenton hervorgehoben sind. Die beiden ersten Epibranchialia sind von ihren zugehörigen Keratobranchialia wohl abgegliedert und stossen nach vorn an eine breite schuppenartige hyaline Copula (*Bbr I*).

Nun besitzt *Menopoma* noch ein drittes, wohl abgegliedertes Keratobranchiale (Fig. 23 *III*) in Form eines kleinen ovalen Knorpelkörpers, welcher sich an die Mitte der nach vorn folgenden Spangé anlegt, also ausser Verband mit der Copula getreten ist. Daran schliesst sich das wieder mit einer deutlichen Knocheninsel versehene Epibranchiale III und nach hinten davon folgt das sehr rudimentäre ganz hyaline Epibranchiale IV.

Bezüglich der Zahl der Kiemenbogen schliesst sich an *Menopoma Amphiuma tridactylum* an (Fig. 8 u. Fig. 17). Hier ist das säbelförmig geschwungene, mit einer fadenartigen Knochenzone versehene Keratohyale eingliederig geworden, ein Verhalten, das bei manchen Salamandriden wiederkehrt (Fig. 8, 17 *KeH*). Ferner existirt bei diesem Thier nur noch ein Keratobranchiale (*Kebr I*), welches ganz aus Knochensubstanz besteht und mit seinem zugehörigen Epibranchiale I (*Epbr I*) synostotisch verlöthet ist. Nach rückwärts davon liegen drei hyaline, äusserst rudimentäre, nur durch Bindegewebe aneinander geheftete Epibranchialia. Was das Fehlen des Keratobranchiale II anbelangt, so zeigt sich hierin

*Amphiuma* sogar mehr reducirt, als alle Salamandriden, vor allem *Ellipsoglossa* und *Ranodon* (Fig. 66, 68).

Dasselbe gilt auch für *Proteus* und noch mehr für *Menobranchnus*: bei welch letzterem das bezügliche Bogenstück bis zu jenem mit *Kebr II* bezeichneten ovalen Knorpelkörper zurückgebildet ist (Fig. 4). Er legt sich an das vorhergehende Epibranchiale I an und hat somit allen Connex mit der Copula (*Bbr I*) eingebüsst, ein Verhalten, das auch bei *Proteus* wiederkehrt, obgleich dieses Stück hier in etwas grösserer Ausdehnung (Fig. 19 *Kebr II*) erhalten ist und auch noch mit dem Keratobranchiale I in Contact tritt.

Das kurze Keratohyale besitzt bei *Menobranchnus* an seinem distalen Ende noch ein Hypohyale (*HpH*), welches seitlich an das Vorderende des Basibranchiale I (*Bbr I*) herantritt und sich mit ihm durch Bindegewebe verlöthet. Bei *Proteus* ist es eingliedrig (Fig. 19 *KeH*) und noch kürzer geworden als dort. Beiden Molchen kommen nur drei Epibranchialia zu, wovon die zwei letzten an ihrem basalen Ende gabelartig zusammengeflossen sind (Fig. 4, 19 *Epbr II, III*). *Proteus* unterscheidet sich von *Menobranchnus* hauptsächlich durch die fast alle Theile betreffende Verknöcherung, wobei nur noch die proximalen und distalen Enden in knorpeligem Zustand verharren; auch sind bei diesem Thier die Kiemenbögen, vor allem der erste länger gestreckt und stellen mehr oder weniger rundliche Knochenstäbchen dar, während es sich bei *Menobranchnus* mehr um breite, flach gedrückte Knorpellamellen handelt. Sowohl *Menopoma*, als *Cryptobranchnus* und *Amphiuma* besitzen nur die vorderste Copula, nämlich das Basibranchiale I; bei sämtlichen Phanerobranchiaten findet sich noch ein zweites, das ich bei Siren in seiner Kreuzform schon näher geschildert habe, während ich von den beiden andern Arten noch seine einfach stabartige Form hervorzuheben habe. Stets ist es wohl verknöchert (Fig. 4, 19 *Bbr II*) und trägt an seinem Hinterende eine kleine knorpelige Apophyse.

Sehr merkwürdig ist ein an der Spitze des Basibranchiale von *Amphiuma* vorkommender Haufen von 13 kleinen Knorpelstückchen (Fig. 8 *BsH, HpH*), die wohl aus einem Zerfall des Basi- und Hypohyale hervorgegangen sind.

Den Kiemenbogen-Apparat der Salamandriden habe ich schon früher in meiner Arbeit über *Salamandrina* mit Beziehung auf die einheimischen Tritonen, die Gattung *Salamandra*, *Salamandrina* und *Spelerpes* einer ziemlich genauen Berücksichtigung unterzogen, weshalb ich mich in Vielem darauf beziehen kann.

Damals waren mir die asiatischen Salamandriden noch unbekannt und diese nehmen unbedingt die niederste Stellung nicht nur im Bau des Cranium, sondern auch ganz besonders in dem des Visceralskeletes ein.

Bevor wir aber zur Schilderung desselben übergehen, werfen wir zuerst einen Blick auf die Larven von *Amblystoma*, *Pleurodeles*, *Salamandrina*, *Salamandra* und den Tritonen. Alle die genannten zeigen in der Anlage des Kiemenkorbes die auffallendste Uebereinstimmung, insofern es sich überall um die Anlage zweier Basibranchialia (*Bbr I, II*) eines zweigliedrigen, aus Hypo- und Keratohyale bestehenden Zungenbeinbogens (*KeH, HpH*), zweier Keratobranchialia (*Kebr I, II*) und vierer Epibranchialia (*Epbr I—IV*) handelt (Fig. 73). Es stimmt somit der Apparat fast bis ins Einzelne mit demjenigen überein, wie wir ihn bei ausgewachsenen Exemplaren von *Siren lacertina* (Fig. 10) kennen gelernt haben; die Ähnlichkeit wird noch vermehrt durch das an seinem Hinterende gabelig sich theilende Basibranchiale II.

Letzteres verknöchert sehr früh, schnürt sich bei sämtlichen Salamandriden von dem ersten Basibranchiale ab, rückt nach hinten und kommt als die von SIEBOLD mit *Os thyroideum* bezeichnete Knochenspange an der Schlundwand nach rückwärts in die Nähe des Pericards zu liegen.

Am stärksten ausgeprägt finde ich diesen Theil bei *Gyrinophilus* (Fig. 102 *Oth*); stets ist er, mag er klein oder gross ausfallen, gut ossificirt und besitzt da und dort an seinen lateralen Enden kleine Knorpel-Apophysen (Fig. 75 *Oth*).

Was nun den Kiemen-Apparat von *Ellipsoglossa*, *Ranodon* und den zwei *Salamandrella*-Arten anbelangt (Fig. 66, 68), so stimmen sie beinahe vollkommen miteinander überein. Ueberall handelt es sich um einen eingliederigen Hyoidbogen, unser Keratohyale (*KeH*). Es ist dies eine an ihrem zur Labyrinthgegend aufgekrümmten Ende mässig verjüngte, nach vorn zu spindelförmig verbreiterte Knorpellamelle, welche einen äusseren gewulsteten und inneren, messerscharfen Rand besitzt. An ihrem Vorderende ist sie tief ausgeschnitten und die zwei Spitzen des Halbmondes ziehen sich bei *Ellipsoglossa* in zwei zierlich gekrümmte Hörner aus, wovon nur das laterale bei *Ranodon* und *Salamandrella* sich ähnlich verhält wie bei jener Art; das mediale ist kaum angedeutet. Das laterale Horn nun zieht sich zu einem langen Knorpelfaden aus, der im Kinnwinkel angelangt nach hinten umbiegt und sich unter Erzeugung einer regel-

mässigen Ser-Tour mit dem der andern Seite zweimal kreuzt (Fig. 66 *o, o*), um endlich an der Ventralseite des in zwei Hörner gegabelten Basibranchiale (*Bbr I<sup>a</sup>*) mit jenem zusammenzuffliessen. Der dadurch gebildete Knorpelbogen ist durch straffe Ligamente mit dem Basibranchiale verbunden. Dieser Zusammenfluss von beiden Seiten ist erst im späteren Leben des Thieres erworben und existirt noch nicht bei jungen Thieren, wo jeder Knorpelfaden für sich, wohl getrennt vom andern mit dem Zungenbeinkörper zusammenfliesst.

Die S-Form, welche die Knorpelfäden erzeugen, besteht nur in der Ruhelage und macht, sowie man die Zunge etwas erhebt, einer Parallel-Stellung Platz, wie ich sie bei *Ranodon* (Fig. 68) und *Salamandrella* immer getroffen habe. Jedenfalls handelt es sich um einen interessanten Mechanismus, der übrigens nur durch genaue Berücksichtigung der betreffenden Muskulatur ganz verstanden werden wird und dazu reichte die mir zugemessene Zeit nicht aus.

Das Basibranchiale ist eine hohe, seitlich comprimirt Knorpelplatte und zeigt bei *Ellipsoglossa* und *Ranodon* ein etwas verschiedenes Verhalten, indem es sich hier an seinem Vorderende in zwei viel stärkere, an ihrem lateralen Bezirk zierlich gegabelte Hörner (Fig. 68 *Bbr I<sup>a</sup>*) theilt, als dort, während andererseits der eigentliche Körper desselben ein geringeres Volum besitzt, und sich nicht in jene zwei starke Schenkel spaltet, womit das zweite Keratobranchiale von *Ellipsoglossa* (Fig. 66 *Bbr I, Kebr II*) continuirlich verwachsen ist.

Das Keratobranchiale I zeigt sich an seinem Hinterende verjüngt und verbreitert sich nach vorn zu einer starken Knorpelplatte, welche durch einen medialen Fortsatz in transverseller Richtung an der Ventralseite der Copula mit seinem Gegenstück so eng zusammenstösst, dass sich ohne Anfertigung von mikroskopischen Schnitten, die ich leider unterlassen habe, nicht entscheiden lässt, ob ein continuirlicher Uebergang beider Seitenhälften stattfindet oder nicht.

Während alle von mir bis jetzt geschilderten Theile des Kiemenapparates eine rein hyaline Structur besitzen, tritt plötzlich im Keratobranchiale II und wie ich gleich hinzufügen will, im Epibranchiale II eine starke, bei *Ranodon* (Fig. 68 *Kebr II, Epbr II*) viel stärker als bei *Ellipsoglossa* ausgeprägte Ossification auf.

Dies ist um so merkwürdiger, als in allen übrigen Fällen, wo es sich in dem Kiemenapparat der Salamandriden um einen Verknöcherungsprocess handelt, letzterer fast ausnahmslos nur den vor-

dersten Kiemenbogen und das Zungenbeinhorn betrifft. Ebenso können wir bei den zwei niedersten Tribus der Urodelen um so sicherer auf hyaline Elemente rechnen, je weiter wir in ihrem Bogensystem nach rückwärts gehen (vergl. Siren, Amphiuma etc.).

Ausdrücklich betonen möchte ich das bei den asiatischen Formen vorkommende Epibranchiale II<sup>1)</sup>, während uns von einem Epibranchiale I keine Spur erhalten ist. Diese Thatsache steht unter allen übrigen Salamandriden, von welchen keine mir bekannte Gattung ein Epibranchiale II besitzt, einzig da und weist auf eine niedrige Organisationsstufe dieser Thiere, d. h. auf eine nähere Verwandtschaft derselben mit den Phanero- und Cryptobranchiaten hin.

Der in obgenanntem Sinne geschilderte Kiemen-Apparat reiht sich, nach der Abbildung von RATHKE (l. c.) zu schliessen, an denjenigen von *Dicamptodon ensatus*, wo ebenfalls jene vom Vorderende des Keratohyale zum Basibranchiale laufende Knorpelspanne zu existiren scheint, während von einem zweiten Epibranchiale nichts zu sehen ist.

Die Zunge der asiatischen Urodelen ist keiner grossen Beweglichkeit fähig, sie ist nur an ihren beiden Seiten frei und an der Unterfläche längs der Mittellinie festgewachsen. Ihre obere Fläche besitzt genau wie die Zunge der Amblystomen ein radiäres Falten-system und sieht aus wie die Unterseite gewisser Pilze.

Der Kiemenapparat der übrigen lechriodonten Salamandriden ist entweder ausschliesslich oder doch weitaus zum grössten Theile hyalin und darauf berechnet, beim Fassen der Beute die Zunge entweder weit zur Mundhöhle hinauszustossen (alle Spelerpes-Arten) oder da wo sie mit ihrem vorderen Rand im Kieferwinkel befestigt ist, wie z. B. bei *Plethodon*, *Desmognathus* u. A. wenigstens rasch umzuklappen.

Ich habe den bei *Spelerpes fuscus* hierbei in Frage kommenden interessanten Mechanismus aufs Genaueste früher schon (l. c.) erörtert und namentlich auch die Muskulatur mit berücksichtigt. Ich verweise deshalb darauf und will jetzt nur bemerken, dass ich ganz dasselbe Verhalten bei allen Spelerpes-Arten constatiren konnte; immer handelte es sich um die charakteristischen, eine enorme Länge besitzenden Epibranchialia I, welche seitlich den Nacken des Thieres umgreifen und mehr oder weniger weit auf den Rücken desselben

<sup>1)</sup> Dasselbe ist bei jungen Exemplaren noch hyalin und scheint überhaupt sehr spät zu verknöchern.

zu liegen kommen. Dabei ruhen sie in einem mit Fett und Lymphe erfüllten Hohlraum und sind von Ringmuskeln umwickelt, kurz sie verhalten sich ganz wie bei der italienischen Art. Bei dem nicht näher bestimmbareren kleinen Spelerpes aus Mexico, von dem ich oben berichtet habe, überschreiten sie sogar die Suprascapula noch um eine beträchtliche Strecke (Fig. 87); dasselbe ist auch bei andern amerikanischen Spelerpes-Arten der Fall. Ungleich kürzer treffen wir sie bei *Plethodon* (Fig. 93), *Desmognathus* (Fig. 92), *Gyrinophilus* (Fig. 102) und *Anaides lugubris*.

Während wir nun bei vielen Spelerpes-Arten, z. B. bei *Spelerpes fuscus*, dem kleinen Mexicaner, *Desmognathus* und *Gyrinophilus* mit Ausnahme des stets verknöcherten *Os thyreoideum* keine Spuren von Kalksalzen im Hyalinknorpel aufzufinden vermögen, kommen solche bei andern vor und zwar entweder nur spurweise wie im Keratobranchiale I von *Plethodon* (Fig. 93 *Kobr I*) oder auch in etwas stärkerer Verbreitung wie im Basibranchiale desselben Thieres sowie in den unter der Rückenhaut liegenden langen Epibranchialia der verschiedensten amerikanischen Spelerpes-Arten.

Sehr grossen Schwankungen, sowohl nach Form, wie nach Grösse, unterliegen die sogenannten »kleinen Hörner« am Vorderende des Basibranchiale. Während sie bei *Spelerpes fuscus* ganz vermisst werden, treffen wir sie in minimaler Form und zugleich mit dem Basibranchiale innig verschmolzen bei der kleinen mexicanischen Art (Fig. 87 *KH*); frei abgegliedert und an ihrer Basis etwas verbreitert besitzt sie *Plethodon glutinosus* (Fig. 93 *KH*). Nach rückwärts gebogen sind sie bei *Desmognathus* (Fig. 92 *KH*) und *Anaides*, allwo sie sich übrigens viel stärker verbreitert und an ihren Enden keulig aufgetrieben zeigen.

Von ausnehmender Breite ist stets das zur Labyrinthgegend sich aufkrümmende Hyoidhorn (Keratohyale), was namentlich für *Plethodon* und *Gyrinophilus* aufrecht zu erhalten ist.

Bei allen den genannten Gattungen lechriodonter Urodelen steckt die Zunge in einer Scheide. Vergl. den Zungenmechanismus von *Spel. fuscus* (l. c.) und namentlich die Doppelhüllen des Basibranchiale, welche von Seiten der glatten und quergestreiften Muskulatur geliefert werden.

Eine merkwürdige Ausnahmestellung nimmt der Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat der Amblystomen ein. Auf Fig. 75 habe ich einen solchen von *Amblystoma punctatum* dargestellt. Nach aussen liegt das einen Knochenstreifen tragende, an seiner breitesten

Stelle wie abgeknickte Keratohyale; an seinem Hinterende ist es abgeschnitten (*K<sub>e</sub>H*). Das Basibranchiale (*Bbr I*) ist stark mit Kalksalzen inerustirt und besitzt ungefähr die Form eines Pokals mit lang ausgezogenem Fuss. Mit letzterem articulirt das ganz hyaline Kerotbranchiale II und dieses legt sich an das verknöcherte Epibranchiale I; das mit ihm verwachsene, breite Kerotbranchiale ist hyalin. Beide Kiemenbögen gleichen in ihrer äusseren Configuration denjenigen der Gattung Salamandra. Sehr eigenthümlich gestalten sich zwei Paare von kleinen Knorpelhörnern am Vorderende des Basibranchiale. Das hintere, einen Knochenkern einschliessende, articulirt mit der breitesten Stelle des letzteren. Jede Seitenhälfte geht dann nach auswärts vorwärts, gibt eine kleine Seitensprosse (*KH* \*) ab und läuft dorsalwärts durch das Fleisch der Zunge, um endlich wieder umzubiegen und mit der Knorpelspange der andern Seite zu einem ununterbrochenen Knorpelbogen (*Sp*) zusammenzufließen.

Das vordere Paar der kleinen Hörner (*KH*<sup>1</sup>) breitet sich, vom Vorderende des Basibranchiale I ausgehend, nach beiden Seiten flügelartig aus und wird durch Bindegewebe an den vom hinteren Paar gebildeten Knorpelbogen (*Sp*) angeheftet.

Wenn man mit diesen complicirten Formverhältnissen den auf Fig. 73 abgebildeten Kiemen-Apparat einer Amblystomen-Larve vergleicht, so geräth man in Erstaunen über die hochgradige Metamorphose, welcher diese Gebilde unterworfen sind. Die Veranlassung dazu ist jedenfalls in den äusseren Lebensbedingungen, im Kampf ums Dasein zu suchen, denn dass die die Zunge durchwachsende Knorpelspange zu dem Herausklappen des Organs in enger Beziehung stehen muss, ist von vorn herein klar. Worin besteht aber nun diese Beziehung? Wird der Zunge dadurch einfach eine festere Stütze oder auch eine elastische Kraft verliehen? Wer will das entscheiden?

Eine solche Ringbildung von Seiten der sogenannten kleinen Hörner war übrigens auch schon DUGÈS (Rech. sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens) bei den Tritonen bekannt. Man vergleiche damit auch die Abbildung von *Triton alpestris* in meiner oft citirten Arbeit. Es liegen hier wenn auch nicht dieselben, so doch ganz ähnliche Verhältnisse vor, über deren allmähliges Zustandekommen nur ein aufmerksames Studium der Entwicklungsgeschichte Aufschluss geben kann.

In Figur 89 und 91 gebe ich die Abbildung des Kiemen-Appa-

rates von *Triton viridescens* und *torosus*. Ersterer besitzt ein, letzterer zwei Paare von kleinen Zungenbeinhörnern. Man sieht, dass die in schwarzem Ton gehaltenen Kalksalze bei *Triton viridescens* (Fig. 89) eine viele grössere Verbreitung erfahren und dass bei beiden eine Verwachsung der hinteren Enden des Keratobranchiale I und II eintritt.

Schliesslich bemerke ich noch, dass *Chioglossa lusitanica* fast bis in's Einzelne mit dem von mir schon früher ausführlich geschilderten Verhalten von *Salamandrina* übereinstimmt: hier wie dort handelt es sich nur im Basibranchiale um Deposition von Kalksalzen, im Uebrigen bleibt Alles hyalin.

### Der Opercular-Apparat.

Sämmtliche Urodelen besitzen bekanntermassen an der dem Sacculus entsprechenden äusseren oder unteren Seite des Labyrinthes eine grosse ovale, oder rundlich ovale Oeffnung, welche in das Innere der genannten Höhle hineinführt. Es ist dies die Fenestra ovalis der Autoren und längst weiss man, dass dieselbe von einem deckelartigen Gebilde aus Knorpel- oder Knochensubstanz, oder auch aus beiden Elementen verschlossen wird. Letzteres wurde daher mit dem Namen Operculum oder Columella belegt und in functioneller, wie morphologischer Beziehung mit dem Stapes der höheren Wirbelthiere in eine Parallele gestellt. Was seine Genese anbelangt, so wurde dieselbe, wie es scheint, in der Ordnung der Urodelen bis dato nicht genauer studirt und so ist es beinahe traditionell geworden, die bei der ungleich besser studirten Entwicklungsgeschichte der Anuren über den Schallzuleitungsapparat gewonnenen Resultate ohne Weiteres auch auf die Urodelen auszudehnen. Darauf beruht die in die verschiedensten Abhandlungen und Lehrbücher übergegangene Behauptung: »das Operculum der Urodelen hat sich vom Hyoidbogen abgeschnürt.« Nach meinen Erfahrungen nun muss ich diesem Satz entschieden widersprechen. Ich habe zwar, wie ich noch einmal ausdrücklich erwähnen will, keine ausgedehnteren Studien über die Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels im Allgemeinen angestellt, aber rücksichtlich des genannten Punctes kann ich mit voller Sicherheit behaupten, dass es mir in keinem Entwicklungsstadium von *Triton alpestris* und *Amblystoma* gelungen

ist, Beziehungen zwischen dem oberen Ende des Hyoidbogens und der Labyrinthwand in obgenanntem Sinne nachzuweisen. Was ich über die Entstehung des Operculum beobachtete, ist Folgendes: Kurz nach Verschmelzung der Parachordal-Elemente mit den Gehörblasen sieht man am äusseren Rand ihrer Unterfläche eine ringförmige Zone auftreten, welche bei genauerem Studium sich als eine circuläre Verdünnung der Knorpelwand herausstellt. Letztere schreitet immer weiter fort und schliesslich hat sich eine rundlich-ovale Knorpelscheibe aus der Labyrinthwand (Fig. 6 *Fig., Op*) herausgeschnürt, ein deutlicher Beweis, dass das Operculum der Urodelen ontogenetisch nicht vom Kiemen-Apparat, sondern von der Gehörkapsel selbst herzuleiten ist. Seine Verbindung mit den gleich zu besprechenden Bandmassen oder Knorpelspangen erfolgt erst secundär.

Wie ich nachträglich sehe, ist auch PARKER zu ganz ähnlichen Resultaten gelangt.

Was nun zunächst den Menobranchus betrifft, so habe ich auf Fig. 2 (*Op*) das mit einem deutlichen Stiel und auf seiner Unterfläche mit einer Knorpelplatte versehene Operculum dargestellt, die Bandmassen aber weggelassen, da dieselben schon von HUXLEY (l. c.) aufs Genaueste beschrieben und abgebildet worden sind. Es handelt sich dabei um ein starkes, vom Stapes zur Mitte des Hinterrandes vom Suspensorium sich erstreckendes Ligament »L. suspensorio-stapediale«. Derselbe Punct des Suspensorium ist mit der Stelle des Keratohyale durch ein Band verbunden, wo dessen oberes Drittel mit dem mittleren zusammenstösst. HUXLEY nennt dieses »L. hyo-suspensoriale«.

Endlich existirt noch ein Ligament, dass sich von dem genannten Punete des Hyoidbogens zum Winkel des Unterkiefers erstreckt: das ist HUXLEY's »L. mandibulo-hyoideum« (Interopercular-Element der Teleostier).

Somit können wir nach dem Vorgange HASSE's (l. c.) am Schädel des Axolotl auch bei Menobranchus drei Abtheilungen an der Columella unterscheiden. eine hyaline, knöcherne und ligamentöse »pars interna, media, externa«. Ganz dasselbe gilt auch für Proteus, wo wir auf Fig. 19 die im Verhältniss zum Schädel sehr grosse Opercular-Platte (*Op*) mit dem Ligt. suspensorio-stapediale (*Prop*) deutlich wahrnehmen. Ebenso besitzt der Schädel ein starkes aber sehr kurzes und hier (im Gegensatz zu Menobranchus zur knorpeli-

gen Spitze des Keratohyale gehendes Ligt. hyo-suspensoriale (*Bd*) und endlich existirt auch noch ein Ligt. mandibulo-hyoideum (*Bd*).

Sehr verschieden davon zeigen sich die Verhältnisse bei *Siren lacertina*, wo sich keine Spur von Knochensubstanz in der Columella findet; letztere wird vielmehr nur durch einen hyalinen mützenförmigen Knorpel (Fig. 12 *Op*) dargestellt, welcher auf einem kupelförmig aus der Pars cartilaginea des Labyrinths vorspringenden Postament aufsitzt. Seine Richtung geht nicht wie bei den andern Phanerobranchiaten und den meisten übrigen Urodelen nach vorn, sondern nach aussen und hinten. Von einem zwischen der an ihrer Oberfläche wie glatt polirten Columella und dem Suspensorium ausgespannten Band kann man bei *Siren lacertina* nicht reden, wohl aber trifft man eine starke Bindegewebsmembran, welche in dem Rahmen zwischen dem Hinterrand des Suspensorium, dem Oberrand des knorpeligen Theiles vom Hyoid und der Aussenfläche des Labyrinths vorhangartig ausgespannt ist. Vergl. die Abbildung 18, um wenigstens die Grenzen der genannten Membran, welche letztere selbst sammt der Columella ausgeschnitten ist, nach der Beschreibung abstecken zu können.

Ein eigentliches Band, in Form eines fibrösen Stranges, sehe ich von der Stelle des Zusammenstosses der Pars ossea und cartilaginea des Keratohyale zu dem schon früher beschriebenen hinteren Fortsatz des Quadratknorpels (Fig. 11, 12, 18 *HF*) sich erstrecken. Es entspricht dem Ligt. hyo-suspensoriale von *Menobranchus*.

Auch bei *Amphiuma* existirt keine ligamentöse Vereinigung zwischen Suspensorium und Columella; sie ist hier dadurch unnöthig geworden, dass das cartilaginöse Operculum (Fig. 9 *Op*) zu einem kurzen ebenfalls knorpeligen Stiel auswächst (*Prop*), welcher sich an die benachbarte Innenfläche des Suspensorium (*Qu*) anstemmt und sich innig mit ihr verlöthet. Ein Ligamentum hyo-suspensoriale (Fig. 17 *B*<sup>1</sup>) ist vorhanden.

Sehr leicht sind die betreffenden Verhältnisse bei *Menopoma* darstellbar. Auch hier (Fig. 23 — 25) handelt es sich um kein eigentliches Suspensorio-stapediales Ligament, indem sich von der spitz kegelförmigen, gut ossificirten Columella (*Op*) eine bogig gekrümmte Knorpelspange (*Prop*) in dem Winkel ausspannt, den die hintere Circumferenz des Suspensorium mit der äusseren Labyrinthwand erzeugt. Jene Knorpelspange schiebt sich auf die Dorsalseite des Quadratknorpels und verbindet sich dort mittelst kurzer, starker Bindegewebsfasern an der Unterfläche des Squamosum. Alles dies

liegt erst vollkommen klar, wenn man das gerade an dieser Stelle stark ausgedehnte und deshalb den Einblick störende Lig. hyo-suspensoriale (Fig. 23 *B*<sup>1</sup>) entfernt oder so wie es auf der Abbildung dargestellt ist, mit der Scheere an seinem oberen Rand theilweise abgetragen hat. Erwähnenswerth ist noch das ausserordentlich starke Lig. mandibulo-hyoideum (*B*).

Was den Axolotl anbelangt, so hat HASSE (l. c.), wie oben bemerkt, hierüber sehr schöne Untersuchungen angestellt, auf die ich hiermit verweise. Während die ganz junge Larve (Fig. 6 *Op*) einen nur undeutlich vom Petrosum abgeschnürten hutförmigen Deckel auf der Fenestra ovalis sitzen hat, sehen wir denselben beim erwachsenen Thier gut ossificirt und zugleich mit einem deutlicheren Stiel versehen (Fig. 31, 44 *Op*). Daran befestigt sich das zum Suspensorium ziehende Ligament (*Prop*).

Bei *Amblystoma punctatum* sehe ich die Columella (Fig. 77 *Op*) unverknöchert.

Ganz ähnlich wie bei *Amphiuma* gestalten sich die Verhältnisse bei *Ellipsoglossa*, *Ranodon* und den beiden *Salamandrella*-Arten (Fig. 64, 65, 69, 70). Die Columella ist hier auffallend gross und zu einem hohen Knochenkegel (*Op*) ausgewachsen. Letzterer ist wie überall an seiner dem Sacculus zuschauenden basalen Fläche mit Knorpel überzogen und deckt die unterliegende Pars cartilaginea ossis petrosi entweder nahezu vollständig (*Ranodon*) oder lässt neben sich noch eine grosse Fläche derselben frei zu Tage treten (*Ellipsoglossa*). Nun ist die bei *Amphiuma* und überhaupt bei den *Cryptobranchiaten* schon angebahnte Verschiebung des Suspensorial-Apparates in die transverselle Richtung bei diesen Thieren noch weiter gediehen, so dass eine ligamentöse Verbindung zwischen jenem und der Columella ebenso unnöthig, oder noch unnöthiger erscheint als dort. Demgemäss ist auch von keinem Band mehr die Rede, sondern das äussere Ende der Columella lehnt sich in voller Breite an einen von der hinteren Circumferenz des Quadratknorpels ausspringenden Fortsatz (*Prop*) und verschmilzt mit demselben ohne jegliche Intervention von Bindegewebe.

Dass auch ein Ligamentum hyo-suspensoriale besteht, habe ich schon oben erwähnt, will aber hier noch hinzufügen, dass dasselbe von der Spitze des hoch heraufgekrümmten Keratohyale entspringt, um wenige Millimeter nach seiner Entstehung in den namentlich bei *Ellipsoglossa* sehr langen Knorpelfaden an der Hinterfläche des Quadratum überzugehen. Ob im Larvenzustand vielleicht

eine continuirliche Knorpelverbindung zwischen Keratohyale und Quadratum besteht kann ich nicht entscheiden, es scheint mir aber nicht unmöglich.

Endlich noch ein Wort über die Columella von Salamandra (Fig. 72 *Op*). Sie ist hier zeitlebens knorpelig und ruht, durch Bindegewebe aufgehängt, in dem von zwei dicken, wulstigen Lippen eingefassten Foramen ovale. Diese Lippen nun ziehen sich nach vorn und aussen in einen dünnen Knorpelstiel (*Prop*) aus und dieser hängt mit der Cartilago quadrata zusammen — eine merkwürdige Variation der oben geschilderten Verhältnisse.

Es gilt ein für allemal als Regel, dass der Facialis bei allen Urodelen ohne Ausnahme seinen Weg über die suspensorio-stapediale Verbindung nach aussen nimmt. mag nun letztere aus fibrösem Gewebe oder aus Knorpel bestehen. (Vergl. Fig. 24 *Fac*.)

---

## Allgemeiner Theil.

### Uebersichtliche Zusammenfassung und weitere Betrachtungen.

An der Hand der oben mitgetheilten, fast auf alle Gattungen der geschwänzten Amphibien sich erstreckenden Untersuchungen lässt sich ein Ueberblick über den dem Kopfskelet resp. dessen drei Hauptbezirken, des petroso-occipitalen, des orbitalen und des nasoethmoidalen derselben zu Grunde liegenden Organisationsplan gewinnen. Letzterer stellt sich in seinen Hauptzügen als ein einheitlicher heraus und fordert deshalb zu dem Versuche auf, durch logische Verknüpfung der gefundenen Thatsachen die einzelnen Schädelformen in gesetzmässiger Reihenfolge auseinander zu entwickeln. Es wird diese Aufgabe ihre Lösung finden, nachdem wir zuvor einen topographischen Ueberblick über die einzelnen Regionen des Schädels gewonnen und ihre einzelnen Componenten auf ihre morphologische Bedeutung hin näher geprüft haben werden.

Ausgehend von der Regio petroso-occipitalis der Phanero- und Cryptobranchiaten finden wir hier den Primordialschädel in grösster Ausdehnung erhalten. Die in Betracht kommenden Ossificationszonen sind in eine vordere protische und eine hintere opisthotische deutlich geschieden. In letzterer haben wir zugleich das

Occipitale laterale zu erblicken. Ihre Beziehungen zu der Trigemini- und Vagus-Gruppe sollen später deutlich gemacht werden, für jetzt nur so viel, dass zwischen diesen beiden Nerven die Labyrinthkapsel eingeschoben liegt. Die Verknöcherung ist perichondrostotischer Natur, worunter und zwischen welcher sich die Gehörkapseln grösstentheils in knorpeligem Zustand erhalten zeigen. Sie liegen als solche zum grossen Theil unmittelbar unter den betreffenden Muskeln und dem äusseren Integument und besitzen an dem hyalinen Theil ihrer Aussenfläche eine die Fenestra ovalis verschliessende knorpelige oder knöcherne Columella. Beide Labyrinthblasen stehen durch eine mehr oder weniger breite Knorpelplatte sowohl basal- als dorsalwärts in Verbindung. Ich will diese beiden Commissuren mit dem Namen basi- und supraoccipitale Knorpelplatte belegen und will noch bemerken, dass die obere überdies durch die beiden zusammenstossenden Labyrinthknochen gedeckt sein kann. Knöcherne Bogengänge sind nirgends vorhanden. Bezüglich des Besitzes zweier Articulationsflächen für das Quadratum an der Regio prootica macht nur *Menopoma* eine Ausnahme.

Bei *Proteus* haben die beiden Ossificationszonen an Ausdehnung gewonnen und der sie noch trennende Knorpelgürtel ist dem entsprechend bedeutend reducirt. An dieses Verhalten schliessen sich die asiatischen Formen der lechriodonten Salamandriden an, während alle übrigen Gattungen dieses Tribus ein vollkommen geschlossenes gut ossificirtes Labyrinth besitzen, an dessen Aussen- oder Unterfläche man ebenfalls eine Columella unterscheiden kann. Die basi- und supraoccipitalen Knorpelplatten sind bei den lechriodonten Salamandriden noch in grösster Ausdehnung vorhanden, bei den meco-donten mit Ausnahme von *Salamandra* stark reducirt, aber nie ganz fehlend. Die prootische Gegend springt stets deutlich hervor und trägt wie bei den niedersten Urodelen-Formen zwei Gelenkflächen für das Suspensorium. Fast ausnahmslos finden sich stark vorspringende, knöcherne Bogengänge, die bei *Batrachoseps*, *Salamandra* und *Salamandrina* ihre Maximal-Entwicklung erfahren. In seltenen Fällen kann zwischen Regio prootica und dem Parasph. eine Synostose eintreten (*Desmognathus* und *Salamandrina*, *Dicamptodon*?).

Bei vielen kommt es auf der Oberfläche der knöchernen Labyrinthkapsel zur Entwicklung von starken Leisten und Höckern, von welchen die Kaumuskeln entspringen.

Je mehr wir von den niederen Urodelen nach oben gehen, desto mehr begegnen wir einem Bestreben der dorsalen Labyrinth-

fläche, sich von den benachbarten Deckknochen d. h. von den Parietalia und dem Spuamosum frei zu machen und eine Lage direct unter der Kopfhaut zu gewinnen. Zugleich rundet sich die Regio opisthotica, welche bei den Phanerobranchiaten spitz vorspringt und den am weitesten nach hinten liegenden Schädelbezirk bildet, immer mehr ab (Menopoma, lechriodonte Salamandriden) und erst bei den Tritonen finden sich wieder Anklänge an die niedersten Urodelen. Nach unten ruhen die Gehörkapseln auf dem breiten Parasphenoid, welches bei den Phanerobranchiaten nach vorn bis zur Praemaxille sich erstreckt und somit nicht allein den Boden des Cavum cranii bildet, sondern auch die Regio nasalis mit constituiren hilft. Dieser Knochen zeigt bei den zwei niedersten Tribus sowie auch bei den lechriodonten Urodelen kaum Andeutungen einer Grube für den Hirnanhang, während eine solche allen Tritonen ohne Ausnahme zuzukommen scheint.

In der Labyrinthgegend wird das Schädelrohr von oben her durch die Scheitelbeine geschlossen, zwei breite platte Knochen, welche um so mehr an Ausdehnung verlieren je weiter wir uns, in der Urodelenreihe nach oben gehend, von den Phanerobranchiaten entfernen. Was nun diese Knochen an Umfang verlieren, wird durch die immer mehr zur Entfaltung kommenden Frontalia wieder hereingebracht.

Zwei Fortsätze der Parietalia sind es, die unser Interesse im allerhöchsten Maasse in Anspruch nehmen, nämlich der am Aufbau der äusseren Schädelwand sich betheiligende Processus orbitalis und der den lateralen Rand des Os frontale flankirende, an der oberen Circumferenz der Augenhöhle gelegene Processus externus. Was zunächst den letzteren anbelangt, so begegnen wir ihm in grösster Ausdehnung bei Siren und Menobranchus; schon etwas schwächer wird er bei Proteus und den Cryptobranchiaten getroffen. Noch mehr zurückgebildet ist er bei den niedersten Formen der lechriodonten Salamandriden und bei allen übrigen Arten dieser Tribus scheint er nur noch im Larvenstadium (vergl. den Axolotl) zur Entwicklung zu gelangen, um dann weiterhin zu verschwinden. Spuren davon finden sich auch noch bei ausgewachsenen Exemplaren von Batrachoseps und Salamandra. Im Gegensatz dazu vererbt sich der orbitale Fortsatz des Scheitelbeins und, wie ich gleich hinzufügen kann, des Stirnbeins durch die ganze Reihe der Molche fort bis hinauf zu den Tritonen und zu Salamandrina. Dabei ist die merkwürdige Thatsache zu constatiren, dass die kräftigste Entwicklung desselben gerade bei den beiden äussersten Gliedern der Formenkette getroffen wird, also

bei den Phanerobranchiaten einer- und den Tritonen und Salamandrina andererseits. Die dazwischen liegenden Gattungen der lechriodonten Salamandriden besitzen diese Bildung entweder gar nicht oder doch nur in kaum nennenswerthen Spuren. Bei weitem die kräftigste Entfaltung derselben treffen wir bei Menobranchus, wo die betreffende Knochenplatte bis herab zum Parasphenoid sich erstreckt und somit eine Duplicatur für den hier ganz hyalinen Trabekel bildet.

Daraus folgt, dass bei diesem Molch fast das ganze Schädelrohr einzig und allein von Deckknochen gebildet wird und zwar unten vom Parasphenoid, oben und seitlich vom Parietale; weiter nach vorn tritt auch noch das Frontale in die Bildung des Daches ein und in der Nähe des Foramen olfactorium wird das Schädeleavum allseitig nur noch von den ganz absonderlich gestalteten Vorderenden der Stirnbeine umschlossen. Dahin gehört auch das Verhalten von Amphiuma, wo sich am Aufbau der seitlichen Schädelwand ausser den oben bezeichneten Deckknochen auch noch das Vomero-palatium beteiligt; jedoch auch bei diesem Thier existirt eine Stelle, wo das Cavum cranii einzig und allein von den Stirnbeinen gebildet wird.

Abgesehen davon ist das Frontale schon deshalb einer der allerinteressantesten Schädeltheile, weil von den niedersten Formen herauf an seinem Vorderende das Bestreben zu beobachten ist, für jenen Knochen vicarirend einzutreten, den man in der höheren Wirbelthierwelt mit *Os ethmoidum* bezeichnet. Ich will damit nicht sagen, dass sich für letzteren im Urodelenschädel kein Homologon finde, aber es ist doch immer im Auge zu behalten, dass er häufig kaum angedeutet oder rückgebildet, oder auch ganz verschwunden ist.

Bleiben wir hierbei einen Augenblick stehen und constatiren, dass bei Menobranchus und Proteus in der Nähe der Schnauzenspitze ein Zusammenfluss der beiden Trabekel zu der von mir so genannten unpaaren, ethmoidalen Trabekularplatte erfolgt. Letztere, die bei den genannten Molchen eine sehr depresso, kuchenartige Configuration zeigt, hat sich bei Siren erhoben und zugleich weiter vom Vorderende des Schädels zurückgezogen. Durch letzteren Umstand findet gegenüber von den andern Phanerobranchiaten eine bedeutende Verkürzung der Schädelhöhle statt. Zugleich ist hier eine ausgedehnte Ossification der seitlichen Schädelbalken ein-

getreten und letztere stossen nach vorn zu in der Mittellinie bis auf einen kleinen Zwischenknorpel zusammen, so dass bei Siren nicht viel zur Herstellung einer *Lamina cribrosa ossea* fehlt. An der Stelle der Convergenz beider Trabekel bricht nämlich der Olfactorius durch letztere hindurch in die Nasenhöhle, ein Verhalten, das wir bei *Menopoma* und *Cryptobranchus*, sowie bei der Gattung *Ranodon*, *Spelerpes*, *Salamandra* und *Chioglossa* wiederkehren sehen und das uns auch bei den verschiedensten Amblystomen-Larven (*Axolotl*) entgegentritt.

Bei andern Salamandriden stellt sich die Sache etwas anders. Wenn sich auch hier die beiden Schädelbalken in der Mittellinie vereinigen, so geschieht dies nur in Form einer niederen ethmoidalen Trabekularplatte, welche basalwärts zwischen beiden Nasenhöhlen liegend nach oben zu einem Nasen-Septum auswächst, das niemals eine Dicke erreicht, wie sie nöthig wäre, um das *Cavum cranii* vom *Cavum nasale* so abzuschliessen, wie dies bei den obgenannten Urodelen der Fall ist. Ich habe dies fälschlicherweise früher so aufgefasst, was auch von BORN (l. c.) neulich mit Recht gerügt worden ist.

Jetzt kann ich es mit voller Sicherheit aussprechen, dass der vordere Schädelabschluss bei vielen Molehen (*Tritonen*, *Salamandrella*, *Plethodon*, manche *Spelerpes*-Arten, *Desmognathus*, *Anaides* [?]) durch eine Bindegewebsmembran und nicht durch Hyalinknorpel zu Stande kommt. Auch BORN hat dies für die *Tritonen* ausdrücklich hervorgehoben.

Obgleich nun bei *Menobranchus* und *Proteus*, wie oben bemerkt, ebenfalls nur eine sehr dünne ethmoidale Trabekularplatte existirt, so findet hier doch das Schädelcavum keinen membranösen Abschluss, sondern die Frontalia treten durch eine merkwürdige Configuration ihrer Vorderenden dafür ein und sie selbst sind es, durch welche der Riechnerv in das *Cavum nasale* gelangt. Somit begegnen wir hier zum erstenmal dem Bestreben des Frontale, sich am Abschluss des *Cavum cranii* nach vorn zu betheiligen, ein Verhalten, das uns in sehr merkwürdiger und einzig dastehender Art und Weise bei *Amphiuma* wieder entgegentritt. Hier erzeugt nämlich jedes Stirnbein an seinem Vorderende eine bis zur Schädelbasis reichende und mit derjenigen der andern Seite eng zusammenstossende Knochenzwinde, durch welche der Riechnerv in die Nasenhöhle gelangt. Dass sich derselbe Knochen auch am Aufbau

des hintersten Abschnittes vom Septum nasale betheilig, habe ich früher zur Genüge dargethan.

Eine auch bei den höheren und höchsten Gattungen der Urodelen wieder auftretende Beziehung der Frontalia zum Vomero-palatinum<sup>1)</sup> konnten wir bei *Menopoma* notiren. Beide stehen hier durch senkrecht auf- resp. absteigende Fortsätze in directer Berührung, was am meisten an den amerikanischen *Triton viridescens* und *Salam. persp.* erinnert, wobei aber zu bemerken ist, dass bei letzterem Thier ausserdem noch ein Paar Hakenfortsätze vorkommt, welche sich bis zur Oberfläche des Parasphenoids nach abwärts krümmen und so einen vollkommen knöchernen Schädelabschluss nach vorn erzeugen. Dieses Verhalten tritt nicht plötzlich und unvorbereitet zu Tage, was uns ein Blick auf die von mir so genannte *Crista ethmoidalis* an der Unterfläche der Frontalia beweist. Wir begegneten ihr zum erstenmal bei *Menopoma*, von wo aus sie sich durch die ganze Reihe der Salamandriden bald unter stärkerer bald unter schwächerer Ausprägung fortvererbt. bis sie endlich bei den Tritonen jene Stärke der Entwicklung zeigt, welche zu *Salamandrina* hinüberführt. Das Foramen olfactorium ist bei diesem Moleh oben und einwärts begrenzt vom Frontale, unten vom Vomero-palatinum, und aussen vom Trabekel.

Aus alle dem geht hervor, dass das Frontale eine gewaltige Rolle im Aufbau des Schädels spielt, und dass es unter den allerverschiedensten Modificationen seines vorderen Endes einerseits das Cavum cranii zum Abschluss zu bringen, andererseits sich am Aufbau einer Art von Lamina cribrosa zu betheiligen resp. dieselbe einzig und allein durch seine eigene Masse darzustellen vermag.

Das soeben betonte, allmälige Zustandekommen des vorderen Schädelabschlusses bei *Salamandrina* bringt mich noch auf einen andern Punet, woraus man ebenfalls aufs Deutlichste erkennt, wie der Entwicklungsgang der Thierformen ein sehr allmäliger, oft mit den unscheinbarsten Aenderungen beginnender ist. Ich meine das Auftreten jenes Bogens zwischen dem Os frontale und dem squamosum bei den höchsten Formen der Urodelen. Schon in meiner Arbeit über *Salamandrina* habe ich darauf hingewiesen, damals aber wusste ich noch nicht, dass die ersten Anfänge schon bei den lechriodonten Salamandriden vorliegen und zwar in Form jener kleinen

<sup>1)</sup> O. HERTWIG spricht *Menopoma* und *Plethodon* kein Vomero-palatinum, sondern nur einen Vomer zu.

am hintersten Ende des Aussenrandes vom Frontale vorragenden Knochenspitze (Desmognathus).

Nicht geringes Interesse erregt der allmälige, durch immer stärkere Betheiligung von Seiten der Knochen des Vorderkopfes sich manifestirende Aufbau der Nasenhöhle.

Ausgehend von *Menobranchus* und *Proteus* fanden wir hier die Riechsäcke in knorpelig-häutigem Zustand unmittelbar unter dem äusseren Integument gelagert und nicht bedeckt von einem Os nasale, maxillare und praefrontale (lacrimale), welche Knochen bei diesen Molchen noch gar nicht zur Entwicklung kommen. Bemerkenswerth ist die Lage des Riechorgans seitlich vom vordersten Abschnitte des Schädelrohres, was an das Verhalten gewisser Sela-chier erinnert: dieses tritt bei *Siren lacertina* schon etwas in den Hintergrund, indem sich die Knorpelblasen, welche auch hier noch von keinen Deckknochen überlagert werden, mehr vor das Cavum cranii hingeschoben haben. Noch mehr ist dies der Fall bei den Cryptobranchiaten, bei welchen schon ganz dieselbe Zahl der Deckknochen, wie bei den höchsten Urodelen als äusseres Schutzmittel der Riechhöhlen in Frage kommt. Am vollständigsten liegen letztere bei *Amphiuma* von den Knochentafeln bedeckt, während ihr Knorpelgerüst bei *Menopoma* und *Cryptobranchus* noch grösstentheils frei zu Tage tritt. Es erinnert dies an die Larven (Axolotl) der Salamandriden, von welchen manche auch im erwachsenen Zustande noch ein ähnliches Verhalten zeigen (*Ranodon*, *Salamandrella* u. A.).

Das bei der Nasenkapsel in Frage kommende Knorpelgerüst geht, wie ich schon im entwicklungsgeschichtlichen Theil dieser Arbeit hervorgehoben habe, von den Trabekeln aus, ist als eine Wucherung derselben zu betrachten. Der Verband mit den letzteren wird entweder vollkommen gelöst (*Menobranchus*, *Proteus*) oder er bleibt das ganze Leben bestehen (alle übrigen Urodelen). Während wir nun im fötalen Alter (Axolotl) fast die ganze Nasenhöhle von Hyalinknorpel ausgekleidet sehen, betheiligt sich im erwachsenen Zustand an ihrem Aufbau eine grosse Menge von Bindegewebe, welches namentlich am Boden derselben eine bedeutende Ausdehnung gewinnt. Doch findet es sich auch am Dache und an andern Stellen, wie dies von BORN vom *Triton cristatus* in sehr anschaulicher Weise beschrieben und abgebildet worden ist. Schon bei den Cryptobranchiaten (*Amphiuma*) begegnen wir einer sehr spärlichen Entwicklung des Knorpelgerüsts, was sehr auffällig ist, wenn man

die im übrigen Organisationsplan sich ausprägende niedrigere Stufe des Thieres in Erwägung zieht.

Am Nasengerüst der verschiedensten Urodelen finden sich Fortsätze, welche theils im vordersten, theils im hintersten Bezirke desselben ihren Ursprung nehmen, und einerseits zur Stütze des Zwischenkiefers dienen, andererseits in der medianwärts gehöhlten Maxilla superior eingelagert sind.

Eine von den niedersten bis zu den höchsten Typen sich fortvererbende Bildung ist der vom Trabekel entspringende Gaumen- oder Antorbitalfortsatz. Derselbe steht entweder vom Schädel ab oder fliesst mit der Nasenkapsel continuirlich zusammen: stets aber umschliesst er die Choane von unten her.

Auffallend bleibt, dass er gerade bei einer so niederen Form wie *Menobanchus* sich von seinem Mutterboden losgerissen hat und nur durch eine Bindegewebslage damit verbunden bleibt. Bei *Siren* zeigt er sich zum grossen Theil stark verknöchert und ist vom Cavum cranii her ausgehöhlt.

Interessant ist das Auftreten einer gut ausgebildeten Nasenmuschel bei *Plethodon* und manchen *Spelerpes*-Arten. Dahin gehört vielleicht auch der von BORN beschriebene Wulst an der Aussenwand des Cavum nasale der Tritonen (?).

Eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit tritt uns im Aufbau jenes Knochen- oder Knorpelgerüsts resp. jenes Raumes entgegen, den BORN mit dem passenden Namen »Internasal-Raum« belegt hat.

Bei *Menobanchus* und *Proteus* liegen in dieser Beziehung ganz eigenthümliche Verhältnisse vor, an welche sich diejenigen der übrigen Urodelen nicht so ohne Weiteres anzureihen scheinen. Es handelt sich hier nicht um eine eigentliche Nasenscheidewand, sondern der ganze Vorderkopf ist es, welcher sich zwischen beide Nasenblasen einschiebt.

Es hat dies auf den ersten Blick etwas sehr Auffallendes, jedoch verlieren die beiden Thiere viel von ihrer Ausnahmestellung, wenn man in Erwägung zieht, welches die den Vorderkopf zusammensetzenden Schädelelemente sind. Es kommt nämlich hierbei in Betracht: die ethmoidale Trabekular-Platte, der Zwischenkiefer, die Stirnbeine und die Pflugschaar, also genau dieselben Knochen, welche sich bei allen Urodelen ohne Ausnahme am Aufbau der Regio internasalis betheiligen.

Ja die Uebereinstimmung tritt noch klarer hervor, wenn man vollends an einer bestimmten Stelle, nämlich auswärts von der

ethmoidalen Trabekular-Platte einen Zusammenstoss zwischen Frontale und Vomer constatiren kann. Auch auf jene zwischen den aufsteigenden Schenkeln der Praemaxille und der Dorsalfläche des Vomer liegende, dicht verfilzte Bindegewebsmasse möchte ich die Aufmerksamkeit lenken, da sie sich an jenem Punkte des Schädels befindet, wo uns bei allen Salamandriden ohne Ausnahme ein Hohlraum entgegentritt, in dem die von mir so genannte Intermaxillar-Drüse (»Kieferdrüse«: LEYDIG) ihre Lage hat. Hiervon konnte ich weder bei irgend einem Phanero- noch Chryptobranchiaten etwas entdecken und will, weil ich dieses Organ aus verschiedenen Gründen für sehr wichtig erachte, später noch einmal ausführlicher darauf zurückkommen.

Was *Siren lacertina* anbelangt, so ist, wie ich früher schon bemerkt habe, die Regio nasalis ebenfalls sehr von Knochen entblösst, und wo solche vorkommen, sind sie sowohl auf der Dorsal- als Ventralseite gegen die Mittellinie gerückt. Auf der ersteren liegen die zwei von der Schnauze kommenden schmalen Knochenlamellen, wovon ich die eine für das Praemaxillare erklärt habe. Beide liegen nach rückwärts in einer Furche des Frontale eingefalzt. An der Ventralseite erscheint der spitze Schnabel des Parasphenoids und unter diesem der Vomer.

Zwischen die letztgenannten Knochen und diejenigen der Dorsalfläche schiebt sich nun die einen massiven Knorpelzapfen repräsentirende ethmoidale Trabekularlamelle ein und trennt beide Knochenlagen vollkommen von einander, so dass man hier nicht von einem Zusammenstoss des Stirnbeines und der Pflugschaar reden kann. Kurz, man hat hier ein vollständig hyalines, aus dem Zusammenfluss beider Schädelbalken gebildetes Septum nasale vor sich. Da sich letzteres bis nach vorn zum Alveolarfortsatz des Zwischenkiefers erstreckt, so ist der Raum für eine Intermaxillar-Drüse nicht einmal andeutungsweise vorhanden.

Eine ähnliche, aus der ethmoidalen Trabekularplatte gebildete Nasenscheidewand ist auch bei *Menopoma* und wahrscheinlich auch bei *Cryptobranchus* vorhanden. Sie reicht aber hier nur bis zur Hälfte der beiden Nasenhöhlen nach vorn und wird von da bis zum Zahnrand durch ein derbes Knochenlager fortgesetzt, welches zum grössten Theil von Seiten des Vomero-palatinum und des Stirnbeins, zum kleineren von dem Zwischenkiefer und dem Nasale gebildet wird.

Die von diesen Knochen ausgehenden Fortsätze stehen alle in

gegenseitiger Berührung und liefern, wie oben bemerkt einen vollkommenen, keilförmigen Ausguss des Raumes, wo man bei den Salamandriden jene Drüse anzutreffen gewöhnt ist.

Bei letzteren handelt es sich um ein Internasal-Cavum, das oben und vorn von den aufsteigenden Theilen des Zwischenkiefers, unten theils von den Vomero-palatin-Platten theils von der zwischen den letzteren ausgespannten Mundschleimhaut, und seitlich von der medialen Circumferenz der knorpelig-häutigen Nasenkapseln begrenzt wird.

In der eben geschilderten Weise verhält es sich bei vielen lechriodonten Salamandriden. Bei andern kommen absteigende- und Gaumenfortsätze des Zwischenkiefers bei der Umschliessung der Intermaxillar-Höhle in Betracht (*Gyrinophilus*, *Desmognathus* u. A.), oder kommt es gar zu einer synostotischen Vereinigung der beiden absteigenden Fortsätze der Praemaxille, ein Verhalten, an das sich *Amphiuma* anschliesst. Endlich spielt auch hier der rechts und links von der Medianebene sich erhebende Kamm des Vomero-palatinum eine sehr wesentliche Rolle bei der Bildung des Internasal-Raumes, ja er kann sogar auf eine gewisse Strecke ganz allein für sich, ohne Dazwischenkunft eines andern Knochens die Seitenwand desselben zu Stande bringen. Bei *Gyrinophilus* und namentlich deutlich bei *Desmognathus* kommt es zu einem Zusammenstoss zwischen ihm und den absteigenden Fortsätzen des Zwischenkiefers, wie wir dies auch bei den Tritonen und *Salamandrina* wieder beobachten. Ebenso ist beiden gemeinsam eine das Cavum nasale und internasale verbindende Oeffnung für den Durchtritt des Schnauzenastes vom Trigemimus.

Die *Glandula intermaxillaris* wird übrigens nur bei *Salamandrina persp.* ganz von Knochen umspannt<sup>1)</sup>, während sie bei allen den von mir untersuchten Tritonen in ihrem hintersten Bezirk sowohl rückwärts als seitlich nur durch Bindegewebe oder Knorpel gegen das Cavum cranii und die Nasenhöhlen abgesperrt wird.

Eine viel ausgedehntere Verbreitung des Bindegewebes habe ich im Internasal-Raum der Plethodonten nachgewiesen.

Aus dem Vorstehenden dürfte deutlich zu ersehen sein, dass bei allen drei Tribus der Urodelen ein knorpeliges (*Siren*, *Axolotl*, die verschiedensten lechriodonten Salamandriden) oder auch ein theils

<sup>1)</sup> Der hinterste Theil des Bodens besitzt in Form der ethmoidalen Trabekular-Platte noch eine hyaline Duplicatur.

aus Knochen, theils aus Knorpel zusammengesetztes Septum nasale besteht (Amphiuma, Menopoma, Desmognathus, Batrachoseps), ohne dass man einfach von einem Internasalraum, wie BORN meint, sprechen darf.

Letzterer Forscher spricht, gestützt auf die von ihm durch das Stadium der Gattung Salamandra und Triton gewonnenen Resultate die Ueberzeugung aus, der häutige Abschluss des Schädelrohres gegen die Regio naso-ethmoidalis sei wohl das ursprüngliche Verhalten und der bei Salamandra und den Anuren auftretende Internasalknorpel erweise sich, da er erst spät in der Entwicklungsgeschichte sich herausbilde, als ein erworbener Zustand der Urodelen. Er fusst dabei, die Praefrontal-Lücke der Plagiostomen zum Vergleiche herbeiziehend, auf dem biogenetischen Grundgesetz.

Ich glaube kaum, dass BORN, wenn er seine Studien auch auf die niederen und niedersten Formen der Urodelen ausgedehnt hätte, sich zu dieser Auffassung würde hingeneigt haben. Dass der hier bei Siren, Menopoma, den Amblystomen-Larven und bei Ranodon allgemein durch Concrescenz der Trabekel zu Stande gebrachte vordere Schädelabschluss, bei den Tritonen und bei Salamandrina sich ontogenetisch nicht mehr repetirt, kann nicht befremden wenn man in Erwägung zieht, dass diese Thiere die letzten und zugleich höchst entwickelten Endglieder der ganzen Urodelen-Reihe darstellen.

Was die Larven von Salamandra atra und maculata anbelangt, welche mir fast aus allen Entwicklungsstadien zur Verfügung standen, so konnte ich bereits bei 28 Mm. langen Exemplaren eine Lamina cribrosa cartilaginea constatiren. Bei 25 Mm. langen Thieren ist BORN dieser Nachweis nicht gelungen und ich selbst kann hierüber Nichts aussagen, da ich meine Untersuchungen auf keine jüngeren Stadien auszudehnen Veranlassung fand. Genügte mir doch die That-sache, dass ein knorpeliger, durch die Concrescenz der Schädelbalken erzeugter Abschluss des Cavum cranii, wenn auch nicht in der allerersten Jugendzeit, so doch immerhin früh genug zu Stande kommt, um die leicht sich ergebenden Schlüsse über die Parallele von Phylo- und Ontogenese ziehen zu können.

Auf die Vergleichung mit dem Selachier- und Dipnoerschädel komme ich später zu sprechen.

Es erübrigt noch, auf die Oeffnungen und die Drüsenorgane der Regio nasalis einen Bick zu werfen.

Was die ersteren anbelangt, so ist vor allem an dem am wei-

testen zurückliegenden Theil der Nasenkapsel die Choane und vorn gegen die Schnauze zu die Apertura nasalis externa zu nennen. Ferner gehört hierher die Communications-Oeffnung zwischen Nasenhöhle und dem Cavum internasale und ebenso die Oeffnungen im Oberkiefer für einige Zweige des Trigeminus. Endlich würde es sich in der in die Orbita hereinschauenden Wand der Capsula nasalis um zwei Oeffnungen handeln; durch die eine tritt der Ramus ophthalmicus des Trigeminus und ein Gefäss (constant?), durch die andere passirt ein Drüsenschlauch, den ich bei Salamandrina, Chio-glossa, Salamandrella deutlich nachzuweisen vermochte. Kommt es, wie dies bei den meisten Tritonen und bei Salamandrina persp. der Fall ist, zu starken Orbitalfortsätzen der Praefrontalia und Maxillaria, so tritt der Ramus ophthalmicus sowohl, wie auch der Thränenasengang durch eine in der Naht zwischen den beiden genannten Knochen liegende Oeffnung. Ich habe den Verlauf dieses Canals im knöchernen Schädel unter dem Namen Ductus nasolacrimalis bis ins Einzelne schon in meiner Arbeit über Salamandrina von letzterem Thier sowohl als von Triton taeniatus und helveticus beschrieben, nur war ich damals über seine Ausmündungsstelle im Cavum nasale noch nicht recht im Klaren. Ich hebe dies deshalb ausdrücklich hervor, da BORN (l. c.) diese Stelle meines Aufsatzes übersehen zu haben und sich als den ersten Entdecker des Thränenasenganges unserer einheimischen Urodelen zu betrachten scheint.

Ich komme endlich zur Darlegung der Drüsenorgane im Vorderkopfe der Urodelen. Das wichtigste davon ist die von mir früher schon (Z. f. w. Z. XXVII) in einer besonderen Abhandlung ausführlich gewürdigte und von mir so genannte Glandula intermaxillaris.

Ich zeigte damals, dass sie für die Art der Nahrungsaufnahme den Thieren vom allergrössten Nutzen sein müsse, indem das von ihr gelieferte Secret die Zunge wie eine Art von Fliegenleim benetze, woran dann die zu erhaschenden Insecten sehr leicht kleben bleiben. Dass ich dieses Organ bei keinem einzigen Phanero- und Cryptobranchiaten aufzufinden vermochte, wird nicht befremden, wenn man im Auge behält, dass diese Molche ausschliesslich auf das Wasserleben angewiesen sind, wobei sie einen derartigen Apparat gar nicht verwenden könnten.

Wie gelangt nun der Axolotl, wenn er im Sinne der echten Phanerobranchiaten betrachtet wird, zu jenem Drüsenapparat? — Darauf wird Jedermann die Antwort schuldig bleiben müssen. Ganz

anders, wenn man ihn als atavistische Form betrachtet. Dann wird man kecklich behaupten dürfen, dass das Organ bei der Amblystoma-Stammform seiner Zeit eben so kräftig, d. h. den ganzen Internasalraum erfüllend, entwickelt war, wie bei allen übrigen Amblystomen. — Nun wurden die Thiere in der Diluvial-Zeit zum constanten Wasserleben gezwungen und das Organ, überflüssig geworden, erfuhr eine bis auf wenige Drüsenschläuche sich erstreckende Reduction. Interessant ist, dass sich gerade bei jungen Axolotln eine geräumige, von Bindegewebe erfüllte Internasal-Höhle findet, die bei heranwachsenden Thieren mehr und mehr von Knorpel ausgefüllt wird. Somit legt sich im Jugendzustand genau derselbe Raum an, der, wie wir oben gesehen haben, in der Anlage des Vorderkopfes aller Salamandriden eine so grosse Rolle spielt und stets von jenem Secretionsorgan erfüllt wird.

Hält man daneben das bezüglich dieses Punctes über die Phanero- und Cryptobranchiaten Mitgetheilte, so liegt auf der Hand, dass dadurch die WEISMANN'sche Auffassung der Umwandlung des Axolotl in ein Amblystoma aufs Entschiedenste gestützt wird. WEISMANN, dem ich schon im vergangenen Sommer hierüber Mittheilung machte, hat dies auch selbst (Stud. z. Descendenztheorie II) in der zweiten Bearbeitung dieses Themas klar genug ausgesprochen.

Ein zweites sehr ansehnliches, auch von BORN bemerktes Drüsenlager findet sich in der Nähe der Choanen im hinteren Bezirk des Nasenraumes. Ich habe dasselbe früher schon auch bei Salamandrina persp. aufgefunden. Am mächtigsten ausgeprägt ist es bei Salamandrella und Plethodon, wo es in grossen Massen rechts und links vom Septum nasale, im Oberkiefer und in dem Raum unmittelbar vor dem membranösen Schädelhöhlen-Verschluss angetroffen wird. Derjenige Abschnitt desselben, welcher die Maxillar-Höhle erfüllt, ist von der Orbita her eingewandert.

BORN spricht überall in seiner Arbeit von einem Thränencanal, aber nirgends finde ich die Erwähnung einer Thränendrüse.

Dass man als solche das von mir bei S. persp. (Fig. 127) aufgefundene Organ betrachten kann, unterliegt wohl keinem Zweifel. Ich wüsste wenigstens sonst von keinem andern vom Orbitalraum in die Nasenhöhle mündenden Secretions-Organ. Damit stimmen aber nicht die zwei von BORN am inneren (vorderen) Augenwinkel beschriebenen Thränenröhrchen überein, denn ich finde immer nur einen einzigen Drüsenschlauch. Es bedarf dies also einer wiederholten Untersuchung.

Ich verlasse nun die Gegend des Vorderkopfes und unterwerfe diejenigen Resultate einer übersichtlichen Betrachtung, welche sich mir beim Studium des Suspensorial-Apparates ergeben haben.

Mit Ausnahme von *Siren lacertina*, wo es zu einem vollkommenen Schwund der Pars pterygoidea gekommen ist, componirt sich der Aufhängeapparat des Unterkiefers aus einer Knorpelmasse, woran man eine Pars quadrata, pterygoidea und trabecularis unterscheiden kann. Unter letzterer verstehe ich denjenigen Fortsatz, welcher sich zur sogenannten Ala magna herüber erstreckt.

Diese drei Theile stehen in continuirlicher Verbindung, bei *Menopoma* (*Cryptobranchus*?) aber ist es zu einer vollständigen Abschnürung der Cartilago pterygoidea gekommen. Bei *Menobranchus* und *Proteus* ist sie sogar ganz geschwunden und man kann hier nur von einem Pterygoideum osseum reden.

Entsprechend der ausgedehnten Erhaltung des Primordialschädels der Phanero- und *Cryptobranchiaten* dürfen wir auch hier a priori eine starke Entfaltung des hyalinen Theiles des betreffenden Schädelabschnittes erwarten. Was aber dabei den Salamandriden gegenüber vor Allem erwähnenswerth erscheint, das ist die Art und Weise, wie sich die Knorpelbrücke vom Quadratknorpel zum Trabekel herüber spannt. Sie liegt nämlich vor der prootischen Region und nicht in derselben wie bei jenen höheren Formen, zu welcher letzteren übrigens *Menopoma* und *Cryptobranchus* bereits den Uebergang bilden. Am stärksten entwickelt finden wir sie bei *Menobranchus*<sup>1)</sup>, während sie bei *Amphiuma* und *Siren* zu einer schlanken Knorpelsäule zurückgebildet ist. Dass wir dieses Gebilde schon bei den *Plagiostomen* angelegt finden, habe ich oben schon erwähnt und an derselben Stelle habe ich auch auf seine wichtigen Beziehungen zum Trigemini aufmerksam gemacht.

Meine Erwartung, es möchten sich Spuren von dieser Anordnung der Knorpelcommissur im fötalen Schädel der Salamandriden erhalten haben, sah ich nicht bestätigt, was übrigens auch nicht befremden kann, wenn man erwägt, dass wir es mit einem Schädeltheil zu schaffen haben, welcher schon bei den Phanerobranchiaten eine bedeutende Rückbildung erfahren und sich nicht einmal mehr auf alle *Cryptobranchiaten* fortvererbt hat.

---

<sup>1)</sup> In Anbetracht der nahen Verwandtschaft dieses Thieres mit *Proteus* muss es sehr auffallend erscheinen, dass bei letzterem keine Spur davon zu entdecken ist.

Bei den lechriodonten Salamandriden und unter den mecodonten auch noch bei der Gattung *Salamandra* und *Chioglossa* stehen die drei Theile des knorpeligen Suspensorial-Apparates durch sehr breite Commissuren in Verbindung; bei der Gattung *Triton* und *Salamandrina* sind letztere auf äusserst dünne, mitunter kaum wahrnehmbare Knorpelfäden reducirt.

Bei allen Urodelen, mit Ausnahme von *Menopoma*, ist, was ich noch einmal ausdrücklich betonen will, das obere Ende der *Cartilago quadrata* in zwei Schenkel gespalten, welche die Pars prootica ventral- und dorsalwärts umspannen und da und dort mit derselben (Salamandriden) durch ein vollständiges Gelenk verbunden sind.

Bemerkenswerth ist die bei *Ranodon* stattfindende Verschmelzung des Pterygoidknorpels mit der im Oberkiefer liegenden Rückwärtsverlängerung des Antorbitalfortsatzes.

Mit dem soeben geschilderten Knorpelgerüste des Suspensorium setzen sich Knochen in Verbindung, die ihm erst die nöthige Resistenz dem Unterkiefer gegenüber verleihen. Es sind dies das Squamosum und das knöcherne Flügelbein. Beide nehmen die *Cartilago quadrata*, die bei allen Urodelen mit Ausnahme von Siren an ihrem unteren Ende auf eine grössere oder kleinere Strecke ossificirt ist, zwischen sich. Ich will auf ihre specielle Configuration nicht noch einmal eingehen, sondern nur hervorheben, dass ein knöchernes Pterygoid allen lechriodonten Salamandriden, welche Sphenoidalzähne besitzen, abgeht, während es allen übrigen ohne Ausnahme zukommt. Am mächtigsten entwickelt finden wir es bei *Menopoma* und *Cryptobranchus*, wo es sich sogar an der Bildung des Opticus-Canales betheiligt. Das Squamosum, welches bei den Phanerobranchiaten und auch noch bei *Amphiuma* eine enorme Länge besitzt und bis zum hintersten Ende der *Regio opisthotica* sich erstrecken kann (*Menobranchus*), geht interessante Beziehungen zum Quadratknorpel ein, insofern es für letzteren, im Fall er selbst nicht verknöchert, eine kegelmantelartige Umhüllung erzeugt (Siren). Auch eine Synostose zwischen Quadratknochen und Squamosum kommt nicht selten vor z. B. bei der Gattung *Amblystoma*.

Endlich kann das Squamosum sich auch in ausgedehnter Weise an der Bildung der Gelenkpfanne für den Unterkiefer betheiligen (*Axolotl*).

Sehr bemerkenswerth ist die schon von den verschiedensten Autoren betonte Verschiedenheit in der Richtung des Suspensorium

zur Längsaxe des Schädels. Während es bei *Menobranchus* und noch mehr bei *Proteus* mit letzterer einen sehr spitzen Winkel erzeugt, d. h. eine beinahe ganz gerade nach vorn und nur mässig nach aussen gehende Richtung besitzt, ist es bei *Siren* und *Amphiuma* schon in stärkerem Grade von der Median-Ebene abgelenkt und diese Ablenkung erreicht ihre höchste Ausprägung bei *Menopoma*, *Dicamptodon*, *Ranodon* und am meisten bei *Cryptobranchus*, wo wir schon an das Verhalten bei den Anuren erinnert werden. Bei diesen Molchen nimmt nämlich das Suspensorium nicht nur eine quere, sondern sogar eine nach rückwärts gehende Stellung an.

Unter den Salamandriden beobachten wir eine fast vollkommene Querstellung bei der Gattung *Salamandra*, *Salamandrina*, *Amblystoma*, vielen *Spelerpes*-Arten und manchen Tritonen.

Gewiss mit vollem Recht ist als Grund für diese Verschiedenheit die Grössenentwicklung des Bulbus und die Kaumusculatur angesehen worden. Je mehr das Auge und die Muskelmassen an Ausdehnung gewinnen, desto mehr musste das Quadratum sich der Querstellung nähern, woraus dann als weitere Folge eine immer weiter nach hinten gehende Mundspalte resultirt. Man vergleiche z. B. den Kopf eines *Proteus* mit dem eines *Spelerpes* oder Salamanders, so wird man eine gute Illustration dieser verschiedenen Verhältnisse gewinnen.

Wie bedeutend auch die Entwicklung des Auges die ganze Configuration des Fischeschädels beeinflusst, hat *VROLIK* l. c. auf's Klarste hervorgehoben.

Dass die Salamandriden-Larven in der Stellung des Suspensorium mit den Phanerobranchiaten übereinstimmen, ist eine alte Erfahrung und es mag genügen, darauf aufmerksam gemacht zu haben. Ganz dasselbe gilt auch für die Stellung des Gaumenbogens und speciell derjenigen des Flügelknorpels, welcher anfangs eine nach einwärts und vorn und erst später eine nach aussen und vorn gehende Richtung annimmt. Man vergleiche den Schädel des jungen *Axolotl* mit demjenigen von *Proteus* und *Menobranchus*.

Was endlich den zur *Fenestra ovalis* in Beziehung stehenden Knochen- resp. Knorpel- und Bandapparat anbelangt, so konnten wir hierin durchaus einheitliche Verhältnisse constatiren, insofern es sich überall um eine theils durch Ligamente, theils durch Hyalinknorpel erzeugte Verbindung zwischen *Columella* und *Suspensorium* handelte. Das Verhalten von *Ranodon* und *Salamandrella* gibt viel zu denken, wenn man erwägt, dass die knöcherne *Columella* sich

mit breiter Fläche mit dem unteren Ende des Quadratum ohne intervenirendes Bindegewebe fest verlöthet. Es muss somit bei jedem Oeffnen und Schliessen des Unterkiefers, namentlich aber beim energischen Festhalten der Beute eine Erschütterung der Columella und dadurch auch des Labyrinthwassers erfolgen. Ganz dasselbe wird bei allen Cryptobranchiaten der Fall sein müssen. Man sieht den physiologischen Zweck davon um so weniger ein, als man vielmehr eine wesentliche Beeinträchtigung des Gehörapparates aus diesen Verhältnissen ableiten zu dürfen glauben könnte.

C. HASSE (l. c.) hat mit Recht den Raum, in welchen die Columella bei allen Urodelen zu liegen kommt, in morphologischer Beziehung als Vorläufer eines Cavum tympani betrachtet, welches letzteres bekanntlich erst bei den Anuren zur eigentlichen Entwicklung kommt. Wir sehen den Raum nach aussen abgegrenzt durch das Suspensorium resp. die von der Labyrinthausfläche zu letzterem ausgespannte Bindegewebsmembran (vergl. Siren) und die äussere Haut; nach innen käme in Betracht die äussere Labyrinthwand, nach vorn die vor dem Suspensorium liegenden Kaumuskeln, nach hinten der Kiemenapparat und nach abwärts die Mundschleimhaut. Dabei sei noch an den in diesem Cavum liegenden Facialis erinnert. Näheres lese man bei HASSE nach.

Es mag hier am Platze sein die Kopfnerven unter einem einheitlichen Gesichtspunct noch einmal zusammenzufassen und da möchte ich in erster Linie die grosse Constanz der Lage der Nervenöffnungen bei allen Urodelen betonen. Ueberall handelt es sich auswärts vom Condylus occipitalis um den Vagus-, resp. Glosso-pharyngeus-, nach einwärts vom Suspensorium um den Facialis- und am Uebergang der Regio prootica zur Alisphenoid-Gegend um den Trigemini-Austritt. Dass der II. und III. Ast desselben durch jene Knorpelspange von dem I. getrennt werden, habe ich oben erwähnt.

In dem zwischen Gehör und Nasenkapsel gelegenen Bereich des Trabekels (Orbito- und Alisphenoid) brechen durch: der Oculomotorius, Opticus und da wo sie vom Trigemini differenzirt sind, auch noch der Abducens und Trochlearis. Eine merkwürdige Modification des Opticus-Canales ergibt sich bei *Menopoma* und *Cryptobranchus*, wo er merkwürdigerweise theilweise in dem doppelblättrigen Os pterygoideum verläuft. Für den Olfactorius lassen sich keine allgemeinen Regeln aufstellen. Bald liegt, wie wir gesehen haben, sein Canal einzig und allein im Frontale (*Menobranchus*

Proteus, Amphiuma), bald zwischen Stirnbein einer- und dem Trabekel und Vomero-palatinum andererseits (Salamandrina, Triton viridescens). Wieder in andern Fällen ist es durch Zusammenfluss der beiden Trabekel zu einer das Cavum cranii abschliessenden, theils knöchernen (Siren lacertina), theils hyalinen Lamina cribrosa gekommen (Axolotl, Ranodon, Salamandra, Menopoma, Cryptobranchus). Endlich kann es sich von Seite des Riechnerven um Durchbrechung einer nur membranösen, Schädel- und Nasen-Cavum von einander trennenden Scheidewand handeln (die verschiedensten Ichthyodonten Salamandriden und Tritonen). Der Hypoglossus wird entweder vom I. und II. oder vom II. und III. Spinalnerven gebildet. Letzteres ist z. B. bei Menobranchus der Fall.

Die von GEGENBAUR bei Untersuchung der Kopfnerven der Selachier gewonnenen und im Sinne eines ursprünglichen Zerfalles des Schädels in Metameren so fruchtbar verwertheten Resultate liessen es mir als Pflicht erscheinen, auch auf die Ausbreitung der betreffenden Nerven in der Urodelen-Welt ein genaueres Augenmerk zu richten. Die vortrefflichen FISCHER'schen Untersuchungen kamen mir dabei sehr gut zu Statten und ich kann dieselben im Wesentlichen bestätigen.

Was zunächst den Trigemini betrifft, so entspringt er bei allen von mir untersuchten Salamandriden mit Ausnahme von Ellipsoglossa nebulosa, wo sich zwei Wurzeln zeigen, mit einem Stamm und schwillt noch innerhalb des Canales zum Ganglion an.

Bei Menobranchus entspringt er mit 4 Wurzeln, wovon eine aus dem Facialis-Gebiet stammt; ob zwei von den andern im Sinne eines Abducens und Trochlearis zu deuten sind, dies zu entscheiden, ist mir ebenso wenig gelungen, wie FISCHER.

Aus dem Ganglion Gass. entspringen gewöhnlich drei Hauptnerven, zu welchen sich in manchen Fällen (z. B. beim Axolotl) noch ein vierter, selbständiger Stamm gesellen kann. Er sowohl wie der Ramus ophthalmicus geben Zweige zur Stirnhaut ab und werden darin bei Menobranchus noch durch einen feinen Ausläufer des Ramus maxillaris unterstützt. Der Augenhöhlenast dringt in die Nasenhöhle, gelangt zum Oberkiefer und der Schnauze, hat also z. Th. denselben Verbreitungsbezirk wie der Ramus maxillaris. Ich habe dies oben schon näher auseinandergesetzt. Der stärkste Ast des Trigemini, der R. mandibularis tritt, nachdem er den M. temporalis und masseter versorgt, in den Canalis alveolaris und

endigt schliesslich in der Haut des Mundhöhlenbodens und dem M. mylohyoideus.

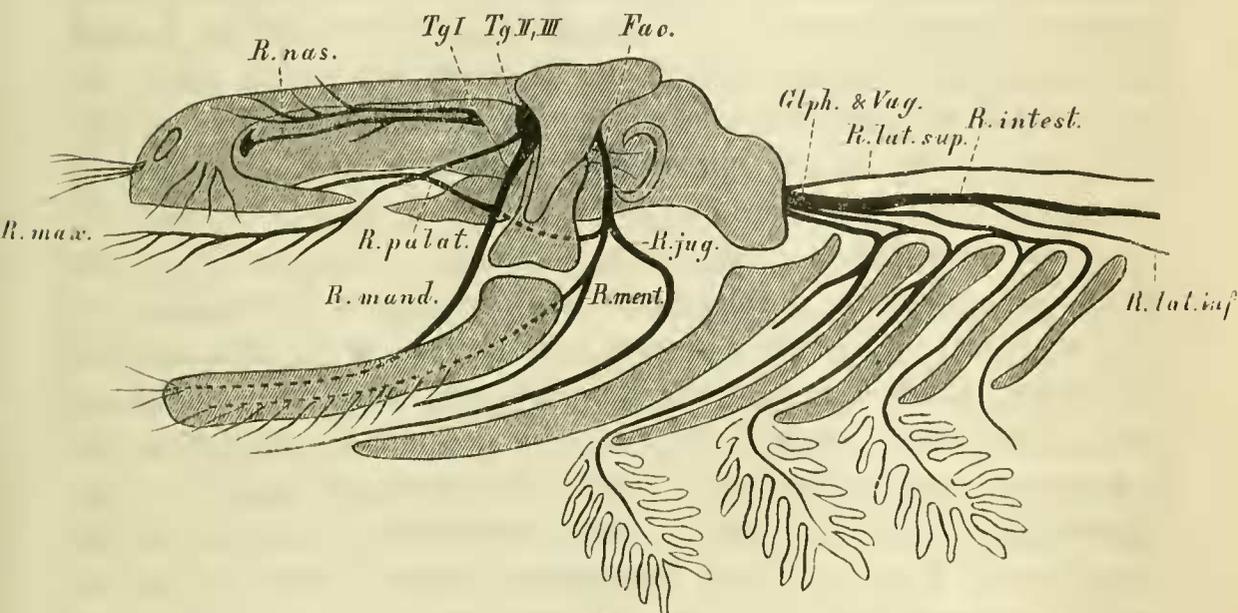
Der Facialis schickt, nachdem er einen Verbindungsfaden an das Ganglion Gasseri abgegeben hat, durch eine eigene Oeffnung seinen R. palatinus ab. Dieser läuft am lateralen Rand des Daches der Mundhöhle hin und endigt in der Mucosa oris der Praemaxillargegend. Der Hauptstamm zerfällt in einen vorderen und hinteren Zweig, wovon der erstere in den Alveolarcanal tritt, während der letztere an der vorderen Circumferenz des Hyoidbogens verläuft. Nach rückwärts steht dieser von FISCHER so genannte R. jugularis mit dem Glossopharyngeus in Verbindung. Letzterer Nerv findet sich nur bei Siren in discreter Form, bei allen übrigen Urodelen stellt er die vorderste Partie des Vagus dar und benützt gemeinschaftlich mit ihm die im Occipitale laterale gelegene Oeffnung zum Austritt aus dem Cavum cranii. Der Vagus entspringt dann in diesem Falle mit drei Wurzeln, wovon die vorderste als Glossopharyngeus, die hinterste als Accessorius zu deuten ist. Die mittlere, oder eigentliche Vaguswurzel zerfällt nach FISCHER wieder in »mehrere Bündel«. Von der Vagusgruppe treten drei, unter sich in schlingenförmiger Verbindung stehende Zweige herab zu den drei Kiemenbüscheln resp. an die Stellen der seitlichen Halsgegend, wo jene bei Cryptobranchiaten und Salamandriden, im Fall ihres Vorkommens, liegen müssten.

Mit dem Ramus palatinus des Trigemini ist der von FISCHER aufgefundene Ramus trachealis des Facialis von Amphiuma in eine Parallele zu stellen. Ebenso gehört dahin der constante R. pharyngeus vom Glossopharyngeus, sowie verschiedene Schlundäste, die dem eigentlichen Vagus entstammen. Der stärkste, die eigentliche Fortsetzung des Vagus bildende Ast ist der R. intestinalis und kurz erwähnen will ich noch den R. lateralis superior und inferior.

Das wenige hier Mitgetheilte dürfte genügen um die fast völlige Uebereinstimmung mit den Kopfnerven der Selachier darzuthun. Ja man kann, wenn man absieht von den den Urodelen mangelnden sogenannten »vorderen Wurzeln des Vagus« (GEGENBAUR), geradezu erklären, dass die oben gegebene Darstellung ebensowohl für irgend einen Notidaniden ihre Anwendung finden könnte. Hier wie dort der mehrwurzelige Ursprung des Vagus und auch noch des Trigemini, ebenso der bei Haien wie bei Urodelen gleichsinnige Verlauf der Vagus- resp. Glossopharyngeus-Zweige am Kiemenskelet im engeren Sinn, derjenige des Facialis im Bereich des Hyoid- und

Mandibular-Bogens resp. am Gammendaeh und endlich der mit seinen zwei Ventralzweigen und seinem Dorsalast (Ramus ophthalmicus) einerseits auf die Unter- und Oberkieferspange, andererseits auf die Regio naso-frontalis angewiesene Trigeminus. Wenn man dazu noch die Ramuli pharyngei resp. ihre Homologa in Gestalt der Gammenäste des Facialis rechnet, so liegt die Uebereinstimmung zwischen den Kopfnerven beider Thierklassen auf der Hand. Untenstehender Holzschnitt soll dies illustriren.

Fig. 2.



Dass der Unterkiefer bei Crypto- und Phanerobranchiaten theils aus vier (Menobranchus, Proteus) theils aus drei Stücken (Siren und alle drei Cryptobranchiaten) gebildet wird, ist ebenso bekannt, wie die Thatsache, dass alle Salamandriden in ihrer Larvenperiode ebenfalls vier und im erwachsenen Zustand ausnahmslos drei Stücke im Unterkiefer besitzen. Hier wie dort ist das vierte Stück das Operculare, worauf ich später noch einmal zurückkomme.

Ehe ich nun auf das Zahnskelet der Urodelen im Allgemeinen zu sprechen komme, werfe ich noch einen Blick auf den Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat. Es tritt uns hier das merkwürdige Phaenomen entgegen, dass Menopoma, trotzdem es sich bei diesem Thier um keine Kiemenathmung mehr handelt, einen ursprünglicheren Typus in seinem Visceralskelet bewahrt hat, als Siren lacertina und vollends als die beiden andern Phanerobranchiaten. Wenn sich auch bei Menopoma und Siren dieselbe Bogenzahl (5) findet, so besitzt doch nur jener Moleh ein drittes Keratobranchiale, während dieses nach

meinen Erfahrungen weder bei Siren noch bei irgend einem andern geschwänzten Batrachier auftritt<sup>1)</sup>. Dazu kommt bei *Menopoma* eine eigene Copula für den Hyoidbogen, ein Gebilde, das ausserdem nur noch bei dem nahe verwandten *Cryptobranchus* und bei *Amphiuma* auftritt. Letzteres Thier besitzt zwar ebenfalls noch fünf Bogen, wir treffen sie aber stark rückgebildet und die drei letzten sind beim erwachsenen Thier nur in Form der drei Epibranchialia vorhanden. Somit steht *Amphiuma* in gewisser Beziehung niedriger als die Salamandriden, bei welchen durchweg ein II. Keratobranchiale und bei manchen (*Ranodon*, *Salamandrella*, *Ellipsoglossa*) auch noch ein II. Epibranchiale zur Entwicklung kommt. Bezüglich der Grössenentwicklung des II. Keratobranchiale stehen sogar *Proteus* und *Menobranchus* weit hinter den Salamandriden zurück; überhaupt macht ihr nur mit drei Epibranchialia ausgestattetes Kiemenskelet einen sehr verkümmerten Eindruck, was vor Allem für den fast zwerghaften Hyoidbogen aufrecht zu erhalten ist. Unter allen Kiemenskeleten der Phanero- und *Cryptobranchiaten* zeigt sich dasjenige von *Cryptobranchus* bekanntlich am meisten reducirt. Es besitzt nämlich genau wie *Ranodon* und seine Verwandten nur zwei Kiemerbögen, wovon der erste ein- der letzte zweigliederig ist, was um so mehr in Erstaunen setzt, wenn man die doppelt so hohe Kiemerbogenzahl des sonst so nahe verwandten *Menopoma* in Betracht zieht. Was aber beide miteinander gemein haben, das ist die deutlich entwickelte Copula der Hyoidhörner.

Schliesslich erwähne ich noch, dass im Larvenstadium aller von mir darauf untersuchten Salamandriden nie mehr als fünf Bogen angelegt werden. (Vergl. Siren und die *Cryptobranchiaten*.)

Indem ich nun zu einer übersichtlichen Betrachtung des Zahn-

<sup>1)</sup> Zu andern Resultaten ist FISCHER (l. c.) gekommen, der auf pag. 20 seines Werkes, über *Amphiuma* Folgendes bemerkt: »Auch der dritte Kiemerbogen besitzt zuweilen ein besonderes, von ihm abgegliedertes Ventralsegment«. Es ist ein »kleines Knorpelstückchen von länglich eiförmiger, vorn zugespitzter Gestalt« und stösst an den hakenförmigen Fortsatz am Zusammenstoss des I. Kerato- und Epibranchiale, welchen FISCHER im Sinn eines »rudimentären Ventralsegmentes des II. Kiemerbogens« d. h. als Keratobranchiale II auffasst.

Demnach würde *Amphiuma*, wenn auch nur vielleicht im Jugendzustand, bezüglich des conservativen Characters seines Kiemenskelets auf einer Stufe mit *Menopoma* stehen.

skelets der Urodelen übergehe, verbinde ich damit zugleich die Beantwortung der Frage nach der morphologischen Bedeutung der Schädelknochen im Allgemeinen.

Ich habe schon verschiedenemale im Laufe dieser Arbeit Gelegenheit gehabt, auf die schönen Untersuchungen von O. HERTWIG über das Zahnsystem der Amphibien aufmerksam zu machen.

Ausgehend von der Thatsache, dass nach Anlegung der primitiven Schädelbalken die Zähne die ersten Hartgebilde sind, welchen wir in der Mundhöhle der Urodelen begegnen, gelang es diesem Forscher nachzuweisen, dass aus einer Conerescenz des Zahnelements das Gaumenbein, der Vomer und das Operculare entstehen. Indem er die an den drei genannten Knochen der Mundhöhle gewonnenen Ergebnisse weiter ausdehnte, versuchte er auch für die zahortragenden Theile der Maxillaria und Praemaxillaria, sowie für das Pterygoid und das Parasphenoid, d. h. für sämtliche Knochen der Mundhöhle eine Entwicklung aus Zähnen als wahrscheinlich zu bezeichnen.

Dieser Satz erfuhr durch die Vergleichung des Mundhöhlenskelets der Fische mit dem der Urodelen eine wesentliche Stütze, indem die hier auftretende reichere Bezahnung als das ursprüngliche Verhalten hingestellt werden und zu der wohlbegründeten Annahme führen konnte, dass wir uns eine Urform der Urodelen zu denken haben, wo das ganze Kopfskelet nur aus dem Primordialschädel, homolog dem der Selachier bestand. Darauf folgte ein Zustand, wo höchstwahrscheinlich alle Deckknochen der Mundhöhle inclusive dem theilweise aus dem äusseren Integument sich bildenden Maxillare und Intermaxillare über und über mit Zähnen bedeckt waren.

Somit wäre die geringere Bezahnung, wie wir ihr namentlich bei den höchst entwickelten Formen der Urodelen begegnen, als ein secundärer Zustand — als eine Rückbildung anzusehen, wie man sie in der Ontogenese aller Molche aufs Deutlichste beobachten kann. Immer geht ein Resorptionsprocess mit einer Apposition von neuer Knochensubstanz Hand in Hand.

Gegen die Annahme HERTWIG's, es möchte uns in dem Vomer und Palatinum von Siren und dem Parasphenoid von *Plethodon glut.* <sup>1)</sup> jener oben angedeutete, ursprüngliche Zustand erhalten sein, habe ich schon vor zwei Jahren Einsprache erhoben, indem ich von

---

<sup>1)</sup> Dass nicht nur, wie HERTWIG anzunehmen scheint, diesem Molche, sondern einer ganzen Reihe von lechriodonten Salamandriden Sphenoidalzähne zukommen, ist bekannt.

jungen Spelerpes-Arten nachwies, dass die Entstehung des wichtigsten Deckknochens der Mundhöhle, des Parasphenoids, mit jenen das ganze Leben persistirenden Zähnen nichts zu schaffen hat und es möge deshalb genügen, auf jene Stelle meiner Abhandlung über *Salamandrina* zu verweisen. Nichts destoweniger lässt sich hier sowohl wie an den Vomero-palatinzähnen von *Menobranchus* (vergl. die Querschnitte) der Zusammenfluss der Zahnsockel zu einer grossen zusammenhängenden Platte aufs allerschönste demonstrieren, nur ist diese eben nicht das Parasphenoid selbst, sondern eine secundäre Bildung, die ich, wie ich gleich zeigen werde, in correlativem Sinn zu deuten geneigt bin.

Für das Parasphenoid selbst nehme ich in Uebereinstimmung mit H. eine, wenn auch ontogenetisch nicht mehr zum Ausdruck kommende Entwicklung aus Zahnsockeln an, während ich die das ganze Leben persistirenden, subsphenoidalen Zahnplatten im Sinne einer zu der Entwicklung der übrigen Deckknochen der Mundhöhle in engster Beziehung stehenden Bildung auffasse.

Ich bin mir dabei wohl bewusst, dass ich von meiner früher (l. c.) geäusserten Ansicht über die Genese des Parasphenoids wesentlich abweiche, denn damals hatte ich keinen einzigen Vertreter der lechriodonten Salamandriden, ausser *Spelerpes fuscus* zur Verfügung, so dass ich auch die Bedeutung der subsphenoidalen Zahnplatten vollständig dahin gestellt sein lassen musste.

Nun aber kann ich die Behauptung aussprechen, dass allen mit Sphenoidalzähnen begabten lechriodonten Salamandriden constant ein *Ospterygoideum* fehlt, während ihnen eine dünne spießsförmige *Cartilago pterygoidea* zukommt.

Dies musste mir natürlich auffallen und ich glaube nicht zu irren, wenn ich einerseits den Mangel, andererseits das Vorkommen der betreffenden Knochen in ein gegenseitiges Abhängigkeits-Verhältnis bringe.

Es liegt auf der Hand, dass die die Horizontalebene des Parasphenoids nach abwärts stets überragenden knöchernen Flügelbeine der nicht mit Sphenoidalzähnen ausgerüsteten Urodelen mit der in die Mundhöhle gebrachten Beute sofort in Berührung kommen, nachdem letztere die Vomero-palatin-Zähne passirt hat. Diese, sowie der ganze bezahnte Alveolarrand sind nur dazu da, um das mit der Zunge eingefangene Insekt im ersten Moment, wo es in die Mundhöhle gelangt, zu fixiren. Darauf rückt es nach hinten

und wird durch Hebung des Hyoidbogens resp. des ganzen Diaphragma oris nach oben gegen das Dach der Mundhöhle gedrückt und damit ist die erste Schlingbewegung vorbereitet. Es ist klar, dass es dabei mit dem Parasphenoid in directe Berührung kommen müsste, falls es nicht von den beiden am Boden der Augenhöhlen gelegenen, knöchernen Lamellen der Flügelbeine davon abgehalten würde. Wie nachtheilig dies für das Wohlbefinden des betreffenden Molches in doppelter Beziehung wäre, wird sofort klar, wenn man erwägt, dass das über dem hier und da kaum papierdicken Parasphenoid liegende Gehirn sowie der Bulbus oculi von Seiten des oft sehr resistenten Bissens (Asseln, Myriapoden, Heuschrecken) einen grossen Druck auszuhalten hätte.

Fehlen nun jene knöchernen Flügelbeine, so müsste der letztere Fall unfehlbar eintreten und dies wäre gerade bei den dabei in Betracht kommenden Molchen um so gefährlicher, als sich ihre Schädelknochen im Allgemeinen, wie das Parasphenoid insbesondere, bekanntlich durch eine ganz excessive Zartheit und glasartige Transparenz auszeichnen.

Nun reagirt die Gaumenschleimhaut sehr kräftig gegen den mit ihr in Berührung kommenden Bissen und entfaltet zum zweitenmal jene Productionskraft, welche in vielleicht nicht so gar lange hingeschwundenen Geschlechtern zum Aufbau des eigentlichen Parasphenoids geführt hat. Mit andern Worten: es bilden sich zum zweitenmal in der Mundschleimhaut eine Unmasse von zweispitzigen Zähnen, die mit ihren Sockeln zusammenfliessend eine dicke Duplicatur für das Parasphenoid erzeugen. Dadurch wird ganz derselbe Effect erzielt, wie er von Seiten der übrigen Urodelen durch das knöcherne Flügelbein ausgeübt wird, d. h. das Gehirn erhält eine weitere und zwar ziemlich ansehnliche Schutzlage aus Knochensubstanz und gerade durch diese Verdickung des Parasphenoids springt letzteres so weit in das Cavum oris herein, dass es der einzige Knochen ist, welcher mit dem eingebrachten Bissen in Berührung kommt und ihn festzuhalten vermag. Dadurch wird er von dem in höherem Niveau liegenden Boden der Augenhöhlen ganz abgelenkt und die feinen, federnden Knorpelspiesse der Pterygoide weichen nach oben aus, ohne einen störenden Druck nach irgend welcher Seite auszuüben.

So denke ich mir die Entstehung der Subsphenoidal-Platten und ich bin dadurch auf den Gedanken gekommen, ob es nicht möglich wäre, durch Ausbrechen der knöchernen Pterygoide

(z. B. der Amblystomen) und der lang nach hinten sich erstreckenden Vomero-palatinuspangen der mecodonten Salamandriden den von Seiten der Nahrung auf die Mundschleimhaut ausgeübten Reiz in bestimmter Weise auf einen gewissen Punct d. h. die Unterfläche des Parasphenoids zu localisiren und dadurch die Bildung jener zahntragenden Subsphenoidal-Platten hervorzurufen. /

Man müsste es bei einem derartigen Versuch mit allen Altersstadien der Urodelen versuchen und ich glaube nicht, dass er in Anbetracht der allbekannten, besonders die Zähne betreffenden Reproductionskraft dieser Thiere von vorn herein als unmöglich von der Hand zu weisen sein wird. Würde er aber sogar vollkommen gelingen, so hätte man dadurch einen weiteren, schlagenden Beweis für die unmittelbare, plötzlich erfolgende Reaction des thierischen Organismus auf einen äusseren Reiz und zugleich einen werthvollen Beitrag zur mechanischen Auffassung der Natur überhaupt gewonnen.

Eine ausführliche Beschreibung der verschiedenen Zahnstellungen der Urodelen zu geben, halte ich für höchst überflüssig, da sich von jeher Systematiker und Anatomen bei Bearbeitung dieses Capitels der scrupulösesten Genauigkeit befleissigt haben. Dennoch glaube ich, dass es nichts schaden kann, wenn in das aufgestapelte Material durch den Versuch, die Art der Bezahnung im Sinne der Ableitung einer Gattung von der andern zu verwerthen, Leben hineingebracht wird.

Ich sehe dabei ganz ab von den Phanero- und Cryptobranchiaten, wo es sich bekanntlich mit Ausnahme von Siren um jenen, auch den Salamandriden-Larven zukommenden Doppelbogen handelt, der einerseits durch den bezahnten Kiefer und Zwischenkiefer, andererseits durch das Gaumen- und Pflugschaarbein erzeugt wird.

Es herrschen hierin unter den verschiedenen Gattungen so grosse Differenzen, dass man mit alleiniger Ausnahme von Proteus und Menobranthus<sup>1)</sup> an keine directe Ableitung derselben von einander denken kann. Anders verhält es sich mit den Salamandriden und zwar lassen sich die beiden Arten der Zahnstellungen, nämlich die lechriodonte und die mecodonte, von einander ableiten.

---

<sup>1)</sup> Cryptobranthus und Menopoma kann man bezüglich des Zahnskelets für identisch erklären.

Erstere stellt das primitive, letztere das secundär erworbene Verhalten dar und zwar handelt es sich hier, wie ich es auch von vielen andern Puncten hervorzuheben Gelegenheit hatte, um keine sprungweise sondern um eine oft ganz unscheinbar beginnende, später aber zu grosser Bedeutung gelangende Aenderung.

Wir haben dabei von dem Verhalten der Amblystomen auszugehen, da es sich hier um eine vollkommen transverselle Zahnstellung handelt. Von den vier Querleisten sitzen die zwei lateralen<sup>1)</sup> auf der Unterfläche des theilweise ossificirten Antorbitalfortsatzes. die medialen auf dem Hinterrand der Vomero-palatina. Letztere zeigen nicht die geringste Neigung, aus ihrer Querstellung gegen die Längsaxe des Schädels abzuweichen, wie wir dies bei den Spelerpes-Arten und bei Batrachoseps, wo sie mehrreihig stehen, zum erstenmal beobachten. Hier erzeugen sie in der Mittellinie einen nach vorn offenen stumpfen Winkel, sitzen aber immer noch unmittelbar dem Hinterrand der Vomero-palatina auf.

Eine Abweichung von dieser Regel macht *Gyrinophilus* und daran schliesst sich *Ranodon*, sowie die *Salamandrella*-Arten. Bei allen diesen beginnen die Vomero-palatin-Platten unter der ihnen aufsitzenden Zahnleiste sich nach rückwärts auf die Unterfläche des Parasphenoids zu schieben, ein Verhalten, das bei *Anaides* und *Desmognathus* (*Heredia* und *Hemidaetylium*?) eine Weiterentwicklung erfährt.

Bei *Ellipsoglossa* hat dieses Auswachsen der Vomero-palatina in der Längsaxe des Schädels seinen höchsten Grad erreicht, indem sich die Fortsätze bis zur Mitte des Parasphenoids nach rückwärts erstrecken. Dabei ist die wie ein Hirtenstab gekrümmte Zahnleiste ebenfalls nach hinten gewandert und zum grössten Theil in die Sagittalaxe gerückt. Sie liegt jedoch dem inneren Rand der Basalplatte nicht unmittelbar an sondern wird von letzterer nach aussen und innen hin bedeutend überragt. Dieser Punct allein ist es, welcher noch keine vollkommene Gleichstellung des Zahnskeletes von *Ellipsoglossa* mit demjenigen der mecodonten Salamandriden als zulässig erscheinen lässt. Jedenfalls aber ist es kein grosser Sprung mehr dazu, wie ein Vergleich der betreffenden Abbildungen am besten beweist.

Ich glaube, durch diese Schilderung des Zustandekommens der langen Fortsätze der Vomero-palatina bei den mecodonten Salaman-

<sup>1)</sup> Ich fasse diese als Palatinzähne auf.

driden gezeigt zu haben, dass es sich nicht etwa, wie HUXLEY (l. c.) anzunehmen scheint, beim Aufbau derselben um Verwendung des bei Spelerpes-Arten und Andern in Form der subsphenoidalen Zahnplatten aufgehäuften Knochenmaterials handelt, so sehr man auch durch das Verhalten von *Gyrinophilus* im ersten Augenblick dafür eingenommen sein könnte.

Wir können vielmehr constatiren — und dadurch gewinnen wir eine weitere Stütze für die oben geäußerte Deutung der subsphenoidalen Zahnplatten —, dass mit der immer deutlicher sich herausbildenden, sagittalen Zahnstellung und dem damit verbundenen Nachrückwärtsrücken der Vomero-palatina ein Schwund der Sphenoidalzähne resp. ihrer Basallamellen stets Hand in Hand geht. Die beste Illustration hierzu liefert *Anaides*, *Desmognathus* und wahrscheinlich auch *Hemidactylum* und *Heredia*.

---

Endlich noch ein Wort über die morphologische Bedeutung des Suspensorial-Apparates, als jenes Schädeltheiles, der von jeher bis auf den heutigen Tag die allerverschiedensten Auslegungen erfahren hat.

GÖTTE (l. c.) sieht im Quadratum der Batrachier das Hyomandibulare und Symplecticum der Knochenfische. Diese zwei Knochen leitet er vom Unterkiefer ab und betrachtet die beiden Wurzeläste des Pterygo-palatin-Bogens der Amphibien als das Quadratum, Ecto-, Meta- und Entopterygoid der Teleostier. Der Quadratknochen soll nach GÖTTE ursprünglich mit der prootischen Region continuirlich verbunden sein und sich erst später davon ablösend nach hinten rücken, um dann bleibend mit dem Schädel zu verschmelzen; er geht also nicht, wie REICHERT will, aus dem oberen Abschnitt des Hyoidbogens hervor.

Diese Auffassung steht im Gegensatz zu derjenigen von GEGENBAUR und HASSE, welche in völliger Uebereinstimmung mit einander behaupten, dass das Hyomandibulare und Symplecticum der Knochenfische auf den Suspensorial-Apparat der Urodelen gar nicht mehr fortvererbt werde und dass das Quadratum der letzteren einzig und allein demjenigen der Fische entspreche, also keinen andern Theil des Teleostierschädels in sich schliesse. Bezüglich des am Urodelen Schädel sich documentirenden, ursprünglichen Zusammenhanges zwischen dem Quadratknochen und der prootischen Ge-

gend stimmen also GEGENBAUR und GÖTTE mit einander überein und ich selbst kann mich ihnen hierin anschliessen. Ich betrachte also die Loslösung des Kieferstiels bei den geschwänzten Amphibien als einen secundären Vorgang, wenn ich auch mit GEGENBAUR eine getrennte, auf den Mandibularbogen zurückzuführende Entstehung desselben aus phylogenetischen Gründen als das primäre Verhalten betrachten muss.

Ob letzteres im Jugendzustand der Phanerobranchiaten noch zur Ausprägung gelangt, kann ich nicht entscheiden, doch berechtigen die Chimären und Dipnoer nicht sehr zu dieser Annahme, da wir bei ihnen bekanntlich schon einer Verwachsung zwischen den betreffenden Theilen begegnen. Demnach müsste man mit GEGENBAUR diese Verhältnisse im Urodelschädel als »aus früheren Zuständen ererbte« ansehen.

Wie sich PARKER (l. c.) in der Beurtheilung dieser Frage verhält, geht aus seinem Aufsatz über den Axolotl-Schädel nicht recht klar hervor, doch scheint er die Abschmürung des Quadratknorpels aus dem Mandibularbogen als ontogenetisch noch zum Ausdruck kommend anzusehen.

Das Squamosum betrachtet jener Forscher als homolog dem Praeoperculum der Teleostier, ohne jedoch irgend welche Stütze für diese Ansicht beizubringen. Nach GEGENBAUR entspricht es »vielleicht« dem gleichnamigen Knochen der Fische, während es HASSE mit letzterem nicht in eine Parallele gestellt, sondern als »Homologon des Os squamosum, der Squama ossis temporum der höheren Thiere« aufgefasst wissen will. HASSE begründet dies dadurch, dass er sagt: »Das Squamosum tritt hier zum ersten Male als Belegknochen des Palatoquadratknorpels auf, während das Os squamosum der Teleostier am Schädel selbst gebildet wird, ja durch das Hyomandibulare und Symplectium, die nicht dem Palatoquadratum zugehörig, von dem eigentlichen Kiefersuspensorium getrennt ist«.

Ich bin überzeugt, dass HASSE damit das Richtige getroffen hat, wenn ich auch nicht seiner Behauptung beitreten will, dass sich das Os squamosum von den Perennibranchiaten bis zu den Anuren hin Hand in Hand mit der Grössenzunahme des Quadratum und zwar ganz allmählig reduciere. Ich brauche dabei nur auf die lechriodonten Salamandriden, sowie auf die mit einem Pseudo-Jochbogen ausgestatteten Tritonen zu verweisen.

Gegen die Deutung des zweiten Deckknochens am Suspensorial-Apparate, nämlich des Os pterygoideum oder besser: Processus

pterygoideus im Sinne des Ecto-, Meta- und Entopterygoids der Teleostier wird nicht viel einzuwenden sein, wenn sich auch nie eine Differenzirung dieses Knochens bei den Urodelen in drei Abschnitte bemerklich macht.

Ich habe mich oben gegen die in allen Lehrbüchern verbreitete Ansicht ausgesprochen, dass sich die Columella der Urodelen durch Abschnürung des proximalen Endes vom Hyoidbogen entwickle. Genau genommen verhält es sich damit jedoch wie mit dem Quadratknorpel, der wie wir oben gesehen haben, in der Ontogenese auch nicht mehr als Theilstück eines Visceralbogens und zwar des ersten erscheint. Trotzdem erweist er sich an der Hand der Phylogenese unzweideutig als ein solcher und ganz dasselbe ist der Fall mit der Columella, in der wir dasjenige Differenzirungsproduct des Hyoidbogens der Fische zu erkennen haben, welches man mit dem Namen Hyomandibulare zu bezeichnen pflegt. Daran schliesst sich ein zweites kleines Knöchelchen, nämlich das Symplecticum und dieses sehen wir bei Teleostiern in sehr nahe Beziehungen (oft findet eine förmliche Einkeilung statt: Bachforelle) zum Quadratum treten. Indem dieses sowohl wie das Hyomandibulare bei den Knochenfischen stets über den letztgenannten Knochen seine Lage hat, sehen wir beide bei den Selachiern nach rückwärts von dem direct mit der Labyrinthgegend sich verbindenden Palatoquadratum rücken und somit schon eine ganz ähnliche Lage einnehmen, wie wir sie von der Columella und deren zum Suspensorium sich erstreckenden Band oder Knorpel d. h. dem Homologon des Symplecticum kennen.

Auf diese Verhältnisse hat zum erstenmal HASSE (l. c.) und nach ihm TRAUTMANN (Arch. f. Ohrenheilkunde 1876) aufmerksam gemacht und letzterer wies mit Recht darauf hin, wie wir die bei den Säugethieren so stark transformirte Kette des schalleitenden Apparates bei Menobranchus z. B. zwar noch in ihrem primitivsten Verhalten aber in morphologischer Beziehung doch schon vollkommen deutlich und characteristisch ausgeprägt antreffen. Hier wie dort handelt es sich um eine Knochenkette, wovon das erste Glied den MECKEL'schen Knorpel (Hammer der Säugethiere), das zweite das Quadratum (Ambos), das dritte und vierte endlich das Lig. suspensorio-stapediale (Symplecticum = Os lenticulare) sowie die Columella (Hyomandibulare = Stapes) vorstellt.

Dass Amphiuma, Ellipsoglossa, Ranodon und Salamandrella durch die unmittelbare Verbindung der Columella mit einem Fortsatz des Quadratum, welcher letzteren viele Urodelen,

wenn auch oft in geringerer Ausprägung besitzen, eine viel tiefere fischähnlichere Stufe einnehmen, glaube ich in dem speciellen Theil dieser Arbeit zur Genüge dargethan zu haben.

Unerklärlich ist mir dabei geblieben: jener bei Siren, Menopoma, Cryptobranchus, Ellipsoglossa, Ranodon, Salamandrella, Amblystoma und einigen Tritonen vorkommende, auf den betreffenden Abbildungen mit *III'* bezeichnete Fortsatz an der hinteren Circumferenz des Gelenkendes vom Quadratum. Da sich mit ihm constant das proximale Ende des Hyoidbogens durch Bandmasse verlöthet, so könnte man sich zu der Annahme verleitet fühlen, in ihm eine von letzterem abgetrennte und mit dem Quadratum secundär verbundene Portion zu erblicken. Da jedoch keine anderen Differenzirungsproducte des Zungenbeinbogens bekannt sind, als das Symplecticum und das Hyomandibulare, so wäre an diese beiden, oder vielleicht nur an das erstere davon zu denken. Obgleich es mir nun viel wahrscheinlicher dünkt, dass wir diese Knochen in dem oben beschriebenen schallleitenden Apparat zu erblicken haben, so sind mir doch hin und wieder Zweifel darüber gekommen und ich möchte deshalb die Aufmerksamkeit der Fachgenossen ganz besonders auf den betreffenden Fortsatz des Quadratum lenken und ihn zu weiterem, namentlich entwicklungsgeschichtlichem Studium empfehlen.

Bei Beschreibung der Labyrinthkapseln habe ich es womöglich immer vermieden, von einem Os prooticum, opisthoticum etc. im Sinne HUXLEY's zu reden und habe dafür absichtlich immer den Namen Regio prootica etc. gebraucht. Ich wollte damit ausdrücken, dass sich diese Knochenzonen nicht als eigentliche, gut individualisirte Knochen auffassen lassen, sondern dass es sich nur um zwei Ossificationscentren in hyaliner Grundsubstanz handelt, wovon das eine vom Foramen Trigemini, das andere vom Foramen Vagi ausgeht. In ersterem haben wir das Os prooticum, im letzteren das Os opisthoticum (epioticum?) und Occipitale laterale der Teleostier zu erblicken. Ein Os occipitale basilare und supraoccipitale (Squama ossis occipitis) existirt nicht bei den Urodelen; an ihrer Stelle findet sich, wie oben erwähnt, nur eine dorsale und ventrale Knorpelcommissur, für die ich ihrer topographischen Verhältnisse halber den Namen basi- und supraoccipitale Knorpelspange vorschlagen möchte. In der ersteren ist jedenfalls das basi-sphenoidale Element des Schädels der anderen Wirbelthiere mit vereinigt.

Dass der Name Orbito- und Alisphenoid nichts besagen will, als Regio anterior und posterior der RATHKE'schen Schä-

delbalken, ist längst bekannt und ich brauche darüber keine weiteren Worte zu verlieren. An eine directe Parallelisirung dieser Bezirke mit dem Kopfskelet der Säugethiere ist nicht zu denken, da es sich bei der Lage der hier durchbrechenden Hirnnerven um dieselbe Inconstanz handelt, wie bei dem Olfactorius, der, wie wir gesehen haben, bei seinem Durchtritt zu den allerverschiedensten Schädelelementen in Beziehung treten kann. — Dass die Deckknochen der Schädeloberfläche in letzter Instanz genetisch ebensogut auf eine Concrescenz der Sockel von Hautzähnen zurückzuführen sind, wie diejenigen der Mundhöhle auf eine solche von Schleimhautzähnen, hat O. HERTWIG (l. c.) erst neulich aufs Schlagendste bewiesen.

Zwischen ihnen und den gleichnamigen Bildungen der höheren Thier-Typen lassen sich viel leichter Homologieen erkennen, als dies bei den obgenannten Schädelregionen der Fall ist.

Die histologischen Verhältnisse der Zähne, sowie des ganzen Kopfskelets der Urodelen sind von O. HERTWIG in so vortrefflicher Weise berücksichtigt, dass es überflüssig wäre, auch nur ein einziges Wort hinzuzufügen. Dagegen möchte ich nicht unterlassen, eine kurze Bemerkung über diejenigen der Wirbelsäule beizufügen.

### Chorda und Columna vertebralis.

Seit man gelernt hat, den Schädel nicht als eine Bildung sui generis, sondern als eine Summe von Metameren im Sinne von Wirbeln zu betrachten, ist es Aufgabe jedes Forschers, der sich mit der Anatomie desselben beschäftigt, auch der Columna vertebralis seine Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Damit hat GEGENBAUR für die Amphibien und Reptilien den Anfang gemacht und konnte für die ersteren speciell folgende Grundzüge feststellen:

Während bei den Phanero- und Cryptobranchiaten der intervertebrale Knorpel nur eine sehr geringe Entwicklung zeigt, so dass die Chorda wie bei den Fischen von ihm nur wenig oder auch gar nicht eingeschnürt wird, kommt letzterer bei den Salamandern und Tritonen zu immer stärkerer Entfaltung. Die Folge davon ist, dass man bei den letzteren von einem intravertebralen, bei den ersteren von einem intervertebralen Wachsthum der Chorda sprechen kann.

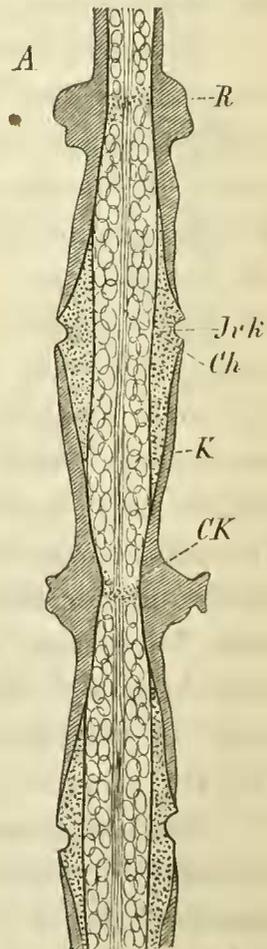
Im Larvenstadium handelt es sich jedoch auch bei den höheren

Formen der Urodelen um eine intervertebrale Ausdehnung der Chorda. Während es sich bei Phanero- und Cryptobranchiaten um keine intervertebrale Gelenkbildung handelt, beobachten wir eine solche bei den Salamandern und Tritonen, obgleich letztere noch keine vollkommene genannt zu werden verdient, »indem nur an einzelnen Stellen sich eine Trennung der Gewebe bemerklich macht, an den übrigen aber Pfanne und Gelenkkopf durch die Grundsubstanz des sie bildenden Knorpels zusammenhängen«. Weit vollständiger ist die Gelenkbildung der Anuren, wo wie bei Salamandern und Tritonen die Chorda intravertebral persistirt, falls sie nach längerem Bestande nicht endlich ganz schwindet.

Meine eigenen, allerdings nur nebenbei angestellten Studien über die Wirbelsäule der Urodelen haben mir ergeben, dass wir auch unter den erwachsenen Salamandriden Formen begegnen, welche eine Erhaltung der Chorda zeigen, die derjenigen der Phanero- und Cryptobranchiaten nicht nur gleichkommt, sondern sie an massiger Anlage noch übertrifft. Ein Blick auf den Holzschnitt *A*, welcher einen Längsschnitt durch die Wirbelsäule von *Ranodon*, oder, was wegen der absoluten Uebereinstimmung zwischen beiden Thieren gleich viel heissen will, durch diejenige von *Ellipsoglossa* darstellt, lehrt uns, dass die Chorda als beinahe ganz gleichförmig breites Band durch die Wirbelsäule hindurchzieht. Eine kaum bemerkenswerthe Einschnürung findet sich zwischen dem äusserst dünnen Intervertebralknorpel (*Ivk*), eine stärkere, aber lange nicht derjenigen der Coccilien, der Phanero- und Cryptobranchiaten gleichkommende existirt intravertebral. An derselben Stelle finden sich einige Knorpel- und Fettzellen, die aber gewöhnlich kein vollständiges, den Wirbelkörper in zwei Hälften trennendes Querband erzeugen, wie man dies bei den Coccilien und den zwei niedersten Tribus der Urodelen beobachtet (*Ck*).

In der Mitte zeigt die Chorda, ganz ähnlich wie dies GEGENBAUR von *Menobranchus* beschrieben und abgebildet hat, ein streifiges Aussehen, was darauf beruht, dass die Zellen an dieser Stelle wie gedrückt erscheinen und

Fig. 3.



in Folge dessen ein abgeplattetes, spindelförmiges Aussehen besitzen.

Die der Chorda in grosser Strecke direct aufliegenden Knochenhülsen (*K*) der Wirbelkörper sind, abgesehen von dem Ursprungspunct der Rippen, papierartig dünn, wie dies sonst nirgends in der Amphibienwelt beobachtet wird. In Folge der nur geringen intravertebralen Einschnürung tritt die den Phanero- und Cryptobranchiaten-Wirbeln zukommende Doppelkegelform sehr in den Hintergrund. Die so beschaffene Wirbelsäule, die ich nur an ganz ausgewachsenen, geschlechtsreifen Thieren studirt habe, muss eine eminente Weichheit und Elasticität besitzen und man begreift kaum, wie ein solches Axenskelet Thieren von der Grösse eines Ranodon eine genügende Stütze gewähren kann.

Die mit Ranodon und Ellipsoglossa im Allgemeinen so nahe verwandte Gattung Salamandrella zeigt merkwürdigerweise schon eine viel stärkere Beschränkung des Chorda-Wachsthumes und stimmt am meisten mit dem Axolotl überein.

Zwischen diesen eben beschriebenen Formen und den eigentlichen Salamandern und Tritonen bildet das Verhalten der Chorda der übrigen lechriodonten Urodelen ganz allmähliche Uebergänge. Man kann hier, genau genommen, weder von einem inter- noch intravertebralen Wachstum der Chorda sprechen, vielmehr handelt es sich an beiden Puncten um eine sehr bedeutende Einschnürung derselben, und die aufgetriebenen Stellen liegen dazwischen. Am schönsten ausgeprägt zeigt sich dieses Verhalten bei der Gattung Amblystoma, die mich hinsichtlich ihrer Stellung zu Siredon pisciformis in ganz besonderem Grade interessirt hat. Der Hauptunterschied zwischen beiden liegt in der viel stärkeren Entwicklung des intervertebralen Knorpels einer- und der viel bedeutenderen intravertebralen Einschnürung der Chorda von Amblystoma andererseits. Ersteres bildet einen Uebergang zu den Salamandern, Tritonen und Anuren, während Letzteres das Verhalten der Phanero- und Cryptobranchiaten sogar in typischerer Ausprägung zeigt, als dies beim Axolotl der Fall ist.

Der Holzschnitt *B* stellt einen Längsschnitt durch die Columna vertebralis eines ausgewachsenen Amblystoma tigrinum dar und man sieht bei *Ik* den Intervertebralknorpel und bei *S* die intravertebrale Einschnürung der Chorda, welche letztere an dieser Stelle ein streifiges, faseriges Ansehen gewinnt, ohne dass von einer Knorpelentwicklung etwas zu entdecken wäre. Der Intervertebralknorpel greift als

continuirliche Masse immer auf je zwei Wirbel über; von einer Differenzirung desselben in zwei Abschnitte, als Ausdruck einer beginnenden Gelenkbildung ist nichts wahrzunehmen.

Diesem Verhalten begegnen wir erst bei *Gyrinophilus*, allen Plethodonten und *Speleperpes*-Arten sowie bei *Anaides*. Ich habe dies von *Gyrinophilus* auf dem Holzschnitt *C* dargestellt und man erblickt den ersten, zweiten und den Anfang des dritten Wirbels I, II, III.

Der Intervertebralknorpel (*Ivk*) hat eine sehr bedeutende Ausdehnung erreicht und die Chorda ist in Folge dessen viel stärker eingeschnürt, als bei den Amblystomen; zugleich zieht sich die Knorpellage bis zur Mitte des Wirbelkörpers herein, so dass es sich nirgends mehr um eine directe Berührung zwischen der äusserst dünnen Knochenwand (*K*) und der Chorda handelt.

Die intravertebrale Einschnürung der letzteren ist kaum etwas stärker, als dies GEGENBAUR vom Axolotl abgebildet hat und hier wie dort zeigt sich eine Umwandlung des Chorda-Gewebes in grosszelligen Hyalinknorpel (*Ch*). Die Durchschnürung des Intervertebralknorpels zur Differenzirung eines Gelenkkopfes und einer Pfanne ist noch keine ganz vollständige; überall bleibt ein Zusammenhang in Form eines schmalen Knorpelbandes (\* \*) bestehen.

Auch dieses schwindet endlich bei *Salamandrina persp.*, Holzschnitt *D*, so dass man nicht erst, wie man bis jetzt annehmen zu müssen glaubte, in der Reihe der Anuren einer wirklichen Gelenkbildung d. h. einer vollständigen Vertheilung des intervertebralen Knorpels auf zwei Wirbel begegnet.

Ebensowenig bleibt bei dem italienischen Molch wie bei den ungeschwänzten Batrachiern irgend eine Spur der Chorda im interverte-

Fig. 4.

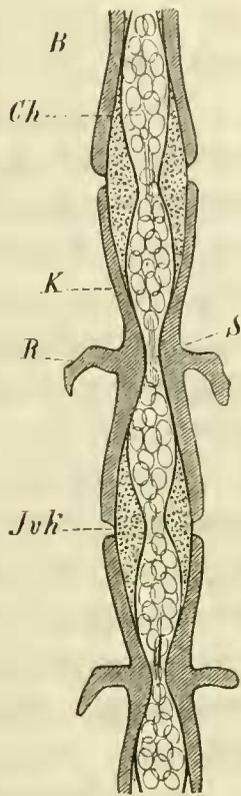
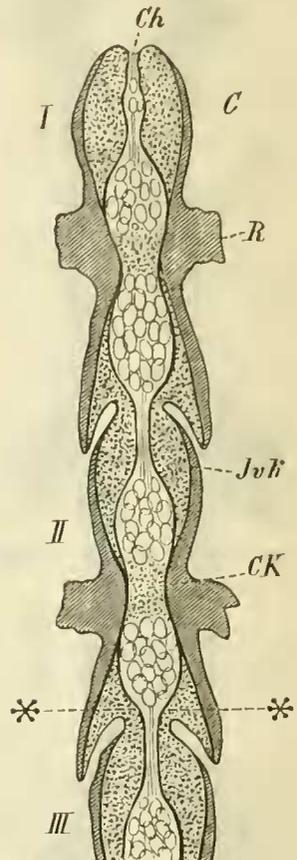
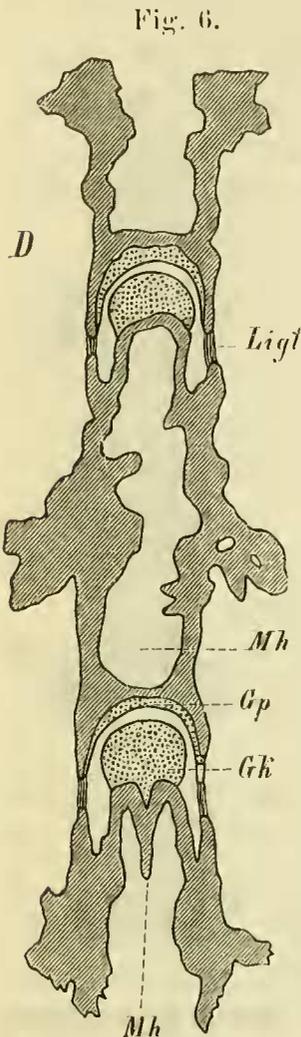


Fig. 5.



bralen Knorpel resp. in dem aus diesem hervorgegangenen Gelenkknorpel bestehen.

Eine weitere Aehnlichkeit mit den Anuren besteht in dem beinahe vollständigen zu Grundegehen der Chorda, welche sich nicht wie bei allen übrigen Formen der Urodelen in Knorpel umwandelt, sondern einer zerklüfteten Markraumbildung Platz macht, von welcher der ganze Wirbel durchsetzt wird (*Mh*).



Nur intravertebral zeigen sich einige, ihrem vollständigen Zerfall nahestehende und nur schwer noch zu erkennende Chorda-Reste. Auch von ihnen vermochte ich an einigen Wirbeln Nichts mehr zu entdecken. Zur weiteren Vervollkommnung der freien Gelenkbildung treten deutliche Intervertebral-Ligamente (*Ligt*) auf.

Wie dieses Verhalten nicht nur zu den Anuren, sondern auch zu den Reptilien und Vögeln hinüberleitet, hat GEGENBAUR zur Evidenz bewiesen und die von mir schon früher geäußerte phylogenetische Auffassung von Salamandrina erfährt dadurch eine weitere Rechtfertigung.

In Anbetracht der bei den Urodelen im Allgemeinen auf sehr primitiver Stufe verharrenden Chorda einer- und des eine niedrige Stufe documentirenden Schädelecharacters andererseits muss es sehr befremdlich erscheinen, dass es mir nur bei *Menobranchus* gelang, Spuren von jener zwischen Parasphenoid und dem basi-occipitalen resp. basi-sphenoidalen Knorpel nachzuweisen. Von dem Auftreten der Chorda im Schädel der Urodelen-Larven habe ich GEGENBAUR gegenüber nichts Weiteres zu erwähnen und ich führe deshalb seine eigenen Worte an: »Hinsichtlich des Verhaltens der Chorda im Schädel finde ich, dass sie bei jüngeren Larven vom hinteren Theil des Basilarknorpels an, sich allmähig verdünnend bis in die Mitte zwischen beiden Felsenbeinen verläuft, wo sie etwa dem vorderen Rande der letzteren entsprechend zugespitzt endet<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Hier und da begegnete ich einer keulenförmigen Auftreibung des Vorderendes.

Scheide und Zellen sind von der nämlichen Beschaffenheit, wie am Rückgrate. Bemerkenswerth ist, dass mit dem Entstehen einer homogenen Knochenlamelle an Rückgratwirbeln auch die gesammte Schädelchorda von einer solchen umschlossen wird. Im hinteren Schädeltheile der Chorda, jenem, welcher in dem zum Occipitale basilare sich gestaltenden Knorpel eingebettet ist, entwickeln sich Knorpelzellen, wie in den Körpern anderer Wirbel; einzelne treten auch vorn auf.

Der Verlauf der Chorda erfolgt nicht in geradliniger Richtung, sondern bildet einen nach oben zu etwas convexen Bogen. Die Chorda tritt nämlich, nachdem sie im Occipitale basilare in der Mitte liegt und eine dickere Knorpellage eher über sich als unter sich liegen hat, allmähig nach oben und liegt dann im Schädelcavum in einer erhabenen Rinne des Knorpels, die nach hinten wie nach vorn sich vertieft und durch letzteres die Chorda wieder in den Knorpel sich einsenken lässt. Das vordere Ende der Chorda ist so wieder seitlich und unten von Knorpel begrenzt, verliert aber nach und nach die untere Knorpelumwandung und wird schliesslich oben und unten nur von einer dünnen Bindegewebsschicht überdeckt, seitlich und vorn aber vom Knorpel umschlossen.

Es entspricht dieses Verhalten dem nach vorn verdünnten Primordialschädel, dessen Dickendurchmesser vorn nicht mehr hinreicht, die Chorda auch nur von einer Fläche her zu überdecken.

Das Ende des Schädelrestes der Chorda wird theils durch Resorption, theils Ueberführung in Knorpel, und damit allmähige Assimilierung mit dem benachbarten Gewebe des Primordialcraniums herbeigeführt. Dabei spielt auch das Wachsthum des Schädels selbst eine Rolle, indem dadurch die Chorda immer weiter nach hinten gedrängt wird. Im Schädel ausgebildeter Salamander und Tritonen war die Chorda spurlos verschwunden.«

---

### Allgemeine Ergebnisse und Reflexionen.

Die auf den vorliegenden Blättern geschilderten anatomischen Verhältnisse des Kopfes der geschwänzten Amphibien sind wohl dazu geeignet, den Zusammenhang der einzelnen Glieder sowohl unter einander als auch ihre Stellung im Wirbelthierreich etwas näher zu präcisiren.

• Versucht man die einzelnen Urodelen-Formen von einander ab-

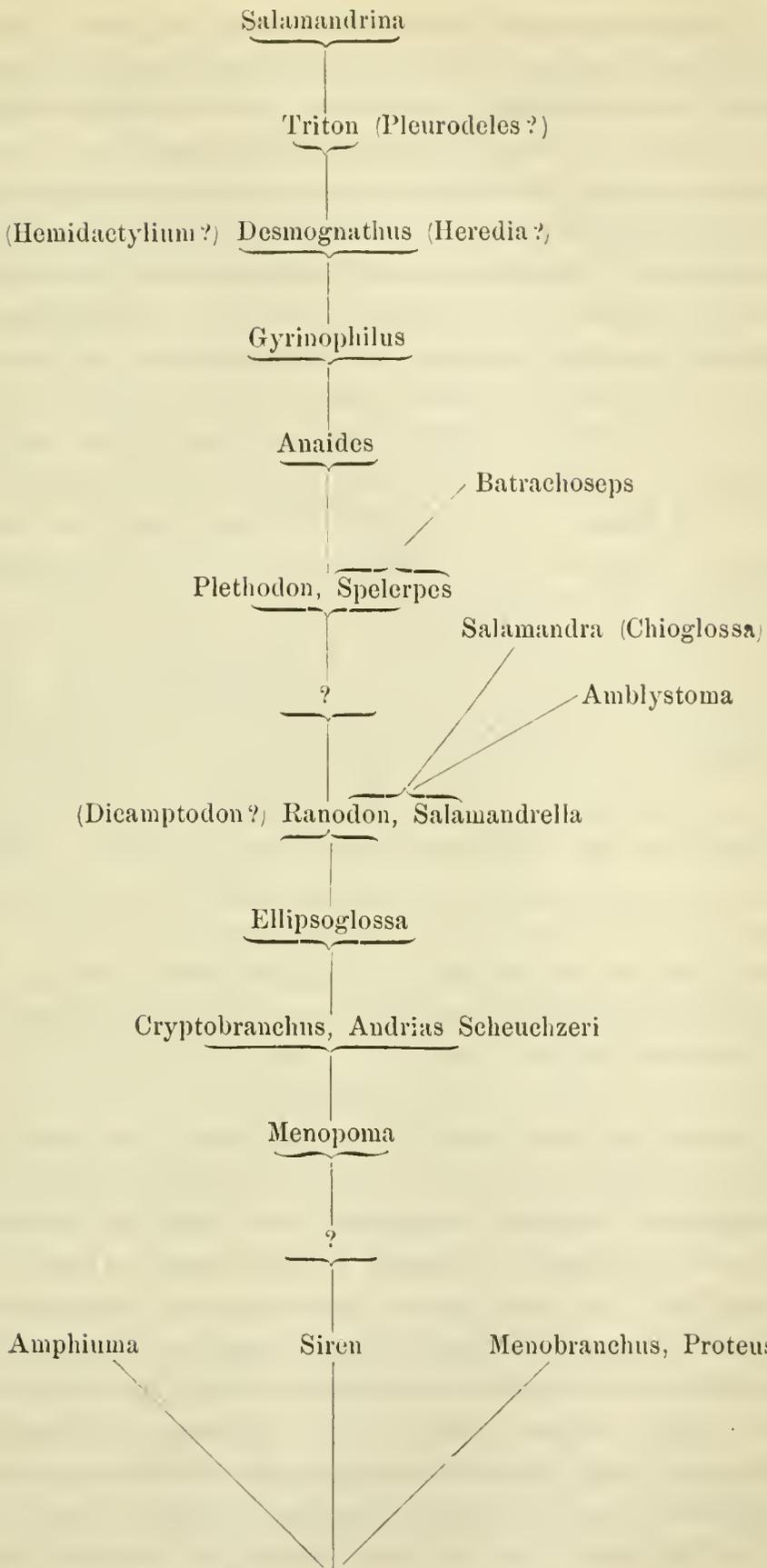
zuleiten, so sieht man bald ein, dass dies keine so einfache Aufgabe ist, ja dass gerade zwischen den zwei niedersten Tribus und der höchsten eine Kluft besteht, die man vergeblich mit den heute lebenden Repräsentanten dieser Ordnung auszufüllen bestrebt sein wird. Wenn sich auch in vielen Stücken eine Aehnlichkeit zeigt, so ist man doch nicht im Stande, gerade die charakteristischsten Glieder der Phanero- und Cryptobranchiaten auf eine einzige Stammform zurückzuführen. Man ist vielmehr gezwungen, drei vollständig von einander getrennte Wurzeln des Urodelenstammes anzunehmen und diese in einer hypothetischen Urform zu vereinigen, welche zwischen den Dipneusten und Holocephalen die Mitte hält. Eine solche ist uns aber nicht erhalten; wir können sie deshalb nur in Gedanken construiren und ihre Auffindung in den Schichten unserer Erdrinde als *pium desiderium* bezeichnen.

Von den drei von mir angenommenen Wurzeln führt die eine zu *Menobranchnus* und *Proteus*, die zweite zu *Amphiuma* und beide endigen auch damit. Diese zwei Typen zeigen in ihrem Schädelbau so viel Besonderes, dass sie sich weder auf einander, noch auch auf *Siren* und die beiden andern *Cryptobranchiaten* beziehen lassen. Anders verhält es sich mit der dritten Wurzel, wobei *Siren* in Frage kommt.

Wenn wir auch von hier aus an keine directe Ableitung von *Menopoma*, *Cryptobranchus* und den Salamandriden denken können, sondern noch eine oder mehrere Zwischenformen postuliren müssen, so finden wir doch bei *Siren* viel eher die Grundzüge ausgeprägt, wie sie uns auch im Kopfskelet der obgenannten Urodelen entgegen treten.

Von *Menopoma* und *Cryptobranchus* resp. von dem mit letzterem identischen *Andrias Scheuchzeri* (Oeningen) an lässt sich der Hauptstamm bis zu den höchst entwickelten Salamandriden hinauf mit geringen Unterbrechungen weiter verfolgen.

Zunächst den eben genannten *Cryptobranchiaten* steht *Ellipso-glossa* und daran reiht sich *Ranodon*, *Salamandrella* und wahrscheinlich auch *Dicamptodon*. Als Seitensprossen gehen davon ab: die *Amblystomen*, die Gattung *Salamandra* und *Chioglossa*. Nun fehlt im Hauptstamm wieder das Bindeglied zu den *Spelerpes*-Arten und *Plethodon*; sind letztere aber einmal erreicht, so ist man im Stande durch *Anaïdes*, *Gyrinophilus* und *Desmognathus* hindurch einen ganz allmähigen Uebergang bis zu den Tritonen und *Salamandrina* hin zu verfolgen.



Hypothetische Urform zwischen Dipnoern und Holocephalen.

Wie alle Salamandriden in letzter Linie auf einen Ursprung von Urodelen zurückweisen, die in ihrem Schädelbau die Eigenthümlichkeiten der Phanerobranchiaten besitzen, oder besessen haben, ersieht man am besten aus der Entwicklungsgeschichte. Man kann behaupten, dass in keiner Wirbelthierklasse das biogenetische Grundgesetz eine solch ausgedehnte und fruchtbare Anwendung findet, wie in der der Amphibien. Man denke an die Stellung des Suspensorium, die Ossifications-Weise des Labyrinths und der Schädelbalken, an das Zahnskelet in seiner Stellung am Schädelgrund, an die ein- resp. zweispitzige Form der Zähne, die paarige Anlage des Zwischenkiefers u. s. w. Dahin gehört auch noch das in der Ontogenese und Phylogenese in gleicher Weise sehr spät auftretende Maxillare, Prae-frontale und Nasale, sowie endlich die ursprünglich in der Vierzahl angelegten Knochen des Unterkiefers und der Kiemenapparat mit seinem fünffachen Bogensystem.

Die nahen Beziehungen der Phanerobranchiaten zu den Plagiostomen und Dipneusten beruhen namentlich auf der ausgedehnten Erhaltung des Primordialschädels, der Stellung des Suspensorium und Gaumenbogens, der seitlichen Stellung der direct unter der Haut liegenden Nasenkapseln, der unterständigen Nasenöffnungen, und dann vor Allem auf der Vertheilung der Kopfnerven, welche gestattet, die von GEGENBAUR am Selachierschädel gewonnenen Resultate direct auf die Urodelen zu übertragen.

Dazu kommt als weitere, bedeutende Stütze für das hohe Alter dieser Thiergruppe die Thatsache, dass gerade bei den niedersten Formen nicht nur ein Theil, sondern das ganze Schädelrohr von der phylogenetisch ältesten Knochenform, nämlich von Deckknochen auf eine grössere oder kleinere Strecke einzig und allein gebildet sein kann.

Demselben Verhalten begegnen wir auch bei *Protopterus*, wo das Fronto-parietale in gleicher Weise innerhalb der ebenfalls ganz hyalinen, mit dem Palato-quadratknorpel verschmolzenen Trabecularia senkrechte Fortsätze zum lateralen Parasphenoid-Rand hinabschickt, wie wir dies bei *Menobranchus* und *Proteus* constatiren konnten. Eine weitere Aehnlichkeit zwischen den Dipneusten und *Menobranchus* liegt in der Vereinigung der Vorderenden der seitlichen Schädelbalken zu einer ethmoidalen Basal-Platte, welche sich hier jedoch weiter nach vorn mit dem keilartigen hyalinen Nasenseptum vereinigt. Im letztgenannten Punkte weichen also beide Thiere von einander ab, was auch namentlich für die Configuration des Parasphe-

noids aufrecht zu erhalten ist. Während nämlich letzteres bei *Menobanchus* und allen übrigen Urodelen eine in gleichmässiger Horizontalebene verlaufende oft weit in den ethmoidalen Schädelbezirk sich hinein erstreckende Knochenlamelle darstellt, finden wir es bei *Protopterus* schon weit hinter der vorderen Vereinigungsstelle der *Palato-quadrata* quer abgestutzt. Der zwischen den letztgenannten Knochen und seinem Vorderrand gelegene Raum wird von der ethmoidalen Trabekular-Lamelle (*Praesphenoid*) ausgefüllt und zwar ist diese unter scharfem Winkel von der Ebene des *Parasphenoids* abgelenkt und erstreckt sich nach vorn und aufwärts.

In dieser »Basalecke« (*GEGENBAUR*) erkennen wir einen von den *Selachiern* vererbten Zustand, der sich auf die *Amphibien* nicht fortsetzt.

Die *Petroso-occipital*-Gegend mit ihrer basi- und *supraoccipitalen* Knorpellamelle sammt dem ganz hyalinen Labyrinth<sup>1)</sup> zeigen mannigfache Uebereinstimmungen mit den Verhältnissen der *Phanerobranchiaten*; es ist aber durch die discrete Anlage einer Anzahl von oberen Bogenstücken viel deutlicher der Zerfall in *Metameren* ausgedrückt, als wir dies selbst bei *Selachiern* beobachten.

Ich hoffe, dies in einer besonderen Arbeit weiter verfolgen zu können.

Ich möchte noch einmal an dieser Stelle auf die für alle Urodelen ohne Ausnahme geltende Art der *Ossification*, welche ich, weil vom *Perichondrium* ausgehend, als eine *perichondrostotische* bezeichnet habe, aufmerksam machen. Ich glaube zur Anwendung dieses Namens aus den in der Einleitung dargelegten Gründen berechtigt zu sein und kann darauf gestützt, einen weiteren Beleg für die *GEGENBAUR'sche* Ansicht beibringen, dass eine Grenze zwischen primären und secundären Knochen im Sinne *KÖLLIKER's* nicht zu ziehen ist.

Zum Schluss noch ein Wort über die fossilen Reste einiger Urodelen.

Im Mergel von *Oeningen* sind ausser dem von *TSCHUDI* und vielen Andern ausführlich beschriebenen *Andrias Scheuchzeri* noch drei Urodelen gefunden worden: *Polysemia ogygia*, *Triton noachicus* und die zu den *Proteiden* gehörige *Orthophyia*.

Der Schädel des ersteren ist gut, der des letzteren schlecht er-

<sup>1)</sup> Eine mediale Knorpelwand fehlt jedoch der Gehörkapsel. Vergl. die *Teleostier*.

halten. Beide sind echte Tritonen, wofür bei jenem ein wohlausgebildeter Tympano-Frontalbogen, bei diesem der deutlich ausgeprägte opisthocoele Wirbeltypus spricht. H. v. MEYER sieht Polysemia für einen »Proteiden« an, was ich nach dem oben Mitgetheilten entschieden bestreiten muss. Er scheint sich dabei auf den nicht erhaltenen Carpus und Tarsus zu stützen, der wohl aus Hyalinknorpel bestanden haben mag. Letztere Thatsache kann ich aber nicht als massgebend betrachten, da ich auch bei Triton torosus diese Theile unverknöchert finde, während andererseits bei gewissen Spelerpes-Arten (»Spelerpes minimus: Spengel) Ossificationen im Hand- und Fusswurzelskelet vorkommen.

Unerklärlich sind mir bei Polysemia zwei weite, hinter den äusseren Nasenlöchern liegende Oeffnungen; vielleicht beruhen sie auf einem Mangel des Praefrontale. Was für beide Schädel charakteristisch ist, das ist die ausserordentliche Breite des Schädels und die rein transversell gestellten Suspensoria; der Schädel erhält dadurch etwas Krötenartiges. Polysemia ist nur halb so gross wie unser gefleckter Landsalamander und kommt nach H. v. MEYER zusammen mit dem Palaeobatrachus Goldfussi vor. Der Triton noachicus mochte etwa die Hälfte der Körperlänge unseres Kammsalamanders erreichen; er besass ausnehmend lange Rippen mit jenen Hakenfortsätzen, die ich von Salamandrina beschrieben habe.

Einen noch breiteren Schädel als diese beiden Arten besass die in der Braunkohle des Nieder-Rheines sich findende Salamandra laticeps. Auch hier stehen die Suspensoria weit nach aussen und neigen sich zugleich nach hinten, und der Carpus und Tarsus sind wohl verknöchert. Eine genaue Beurtheilung des Schädels wird durch die schlechte Erhaltung desselben unmöglich gemacht.

Von dem im Basalt-Tuff Böhmen's entdeckten Triton basalticus ist der Schädel nicht erhalten; die enormen Processus spinosi der Wirbel lassen auf einen doppelt so hohen Ruderschwanz schliessen, als ihn unser Triton cristatus besitzt.

Interessanter und besser erhalten ist der im März 1875 von A. GAUDRY beschriebene und neuerdings auch, wie oben bemerkt, in Thüringen massenweise aufgefundene Prot Triton petrolei aus dem »Roth-Todtliegenden«. Ich habe ihn auf Fig. 80 und 90 nach der Abbildung GAUDRY's copirt in vergrössertem<sup>1)</sup> Maassstab,

<sup>1)</sup> Die grössten Exemplare messen nicht über 35—45 Millimeter.

indem ich meinen Wunsch, die betreffenden Steinplatten zu eigener Untersuchung zu erhalten, bis jetzt nicht befriedigen konnte.

Was bei Betrachtung dieses merkwürdigen Thieres vor Allem in die Augen fällt, ist der breite Kopf und die verkümmerte Wirbelsäule, welche den Rumpf nur um wenige Millimeter überragt. In ersterem erkennen wir fast bis in's Einzelste den Habitus des Anurenschädels, das kreuzförmige Parasphenoid, das Quadrato-jugale, das Pterygoid etc. und auch die enorm breite<sup>1)</sup> hinten beinahe ganz quer abgestutzte Form des Schädels im Allgemeinen weist auf's Entschiedenste darauf hin. Der Vomer erinnert, was GAUDRY mit Recht hervorhebt, viel mehr an denjenigen der Urodelen. Alles dieses ist an der von GAUDRY nach acht Individuen construirten theoretischen Figur 80 deutlich zu erkennen. Becken- und Schultergürtel blieben ihrer schlechten Erhaltung wegen ganz unberücksichtigt.

Das Aussehen der in der Zahl 29 vorhandenen Wirbel weist auf einen sehr primitiven Zustand hin, in welchem ursprünglich das Chorda- und Knorpelgewebe eine grosse Rolle gespielt haben mag. Differenzirte Rippen sind nicht vorhanden, man bemerkt vielmehr nur äusserst feine, wie bei den Anuren mit den Wirbeln synostotisch verlöthete Seitenspangen = Processus transversi. Ich begreife deshalb nicht, warum GAUDRY von »salamanderähnlichen« Rippen spricht. Seine Abbildungen berechtigen nicht dazu.

Vorder- und Hintergliedmassen stimmen fast vollständig miteinander überein und messen 10 — 12 Mm. in der Länge; ihre Knochen sind sehr einfach und es existirten wohl früher bedeutende Knorpel-Apophysen, wie auch das Fehlen von versteinerten Carpal- und Tarsal-Elementen darauf hinweist, dass diese Theile knorpelig angelegt waren. Interessant ist die an Salamandrina, Batrachoseps, Salamandrella, Hemidactylium und Menobanchus erinnernde Vierzahl der Zehen.

Wir sehen uns somit in diesem Thier einen Sammeltypus erhalten, der für die Descendenztheorie einen nicht zu unterschätzenden Werth besitzt, indem er uns die bis dato vergeblich gesuchte Brücke zwischen den beiden Hauptordnungen der Amphibien und Urodelen vor Augen führt. Wo wir den Abgang dieses Seitenzweiges an dem oben aufgestellten Stammbaum der Urodelen zu suchen haben, wage ich nicht zu entscheiden. So viel aber kann ich mit Bestimmtheit

---

<sup>1)</sup> Der Schädel misst von rechts nach links 10, von vorn nach hinten 7 Millimeter.

erklären, dass wir dabei nicht an die Spelerpes- und Tritonen-Arten, sondern vielmehr an die Gattungen *Ranodon* oder *Amblystoma* zu denken haben. Dafür spricht die ganze Anlage des Schädels, wie auch die der Wirbelsäule. Mag es sich damit so oder so verhalten, jedenfalls lernen wir daraus die goldene Regel, in Aufstellung von Stammbäumen d. h. in Ableitung der Thierformen von einander die äusserste Vorsicht und Gewissenhaftigkeit zu beobachten und dabei nicht zu vergessen, dass ein einziger palaeontologischer Fund im Stande sein kann, das in übergrosser Eile aufgeführte, luftige Gebäude umzustürzen. Einer fernen Zukunft erst mag es vorbehalten sein, die Tausende von begrabenen Organismen an's Tageslicht zu ziehen und sie nach strenger Prüfung in die unendliche Kette der Thierformen richtig einzufügen. Erst wenn dieser Schluss erreicht ist, mag Vieles, was wir bis jetzt kaum hypothetisch erschliessen, ja oft nur ahnen können, in seinem vollen Umfang erfasst, verarbeitet und begriffen werden.

Freiburg i. B., im Januar 1877.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXIV.

Fig. 78. Frontalschnitt durch den Vorderkopf von *Salamandrella* wodurch genau die Grenze der Ethmoidal-Region getroffen ist.

Fig. 79. Der nächste Frontalschnitt nach hinten zu.

Fig. 80. Restaurirter *Protriton petrolei*. Copie nach A. GAUDRY, dessen Bezeichnungen der einzelnen Schädelknochen ich beibehalten habe. Sie erklären sich von selbst.

Links von der Lendenwirbelsäule ist ein Stück der Wirbelsäule von der Seite dargestellt, woran man leicht die biconcave Natur der einzelnen Wirbel erkennt.

Fig. 81. Frontalschnitt durch die *Regio nasalis* von *Plethodon glutinosus*.

Fig. 82. Frontalschnitt durch den Kopf desselben Thieres weiter nach rückwärts, unmittelbar vor dem ethmoidalen Bindegewebsvorhang.

Fig. 83. } Frontalschnitte durch den hintersten Bezirk der Labyrinthgegend von  
Fig. 84. } *Triton alpestris*.

Fig. 85. Frontalschnitt durch die *Regio nasalis* von *Salamandrella*.

Fig. 86. Frontalschnitt durch den Beginn der Hirnkapsel desselben Thieres.

Fig. 87. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von einem mexicanischen *Spelerpes* (spec?).

Fig. 88. Frontalschnitt durch die Schnauzengegend von *Salamandrella*.

Fig. 89. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von *Triton viridescens*.

Fig. 90. *Protriton petrolei* von oben. Stark vergrößert. Copie nach A. GAUDRY.

Fig. 91. *Triton torosus*

Fig. 92. *Desmognathus fuscus* } Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat.

Fig. 93. *Plethodon glutinosus* }

### Tafel XXV.

Fig. 94. Obere } Schädelansicht von *Batrachoseps attenuatus*.

Fig. 95. Untere }

Fig. 96. Seitliche Ansicht des knöchernen Schädelrohres von *Plethodon glutinosus*.

Fig. 97. Zusammenstoß der Frontalia und Vomeropalatina von *Triton viridescens*. Ansicht von vorn.

Fig. 98. Frontalschnitt durch den Internasal-Raum von *Salamandrella*.

Fig. 99. Untere Schädelansicht von *Gyrinophilus porphyriticus*.

Fig. 100. Frontalschnitt durch die Internasal-Gegend von *Plethodon*.

Fig. 101. Obere Schädelansicht von *Desmognathus fuscus*.

- Fig. 102. Zungenbein-Kiemenbogen-Apparat von *Gyrinophilus*.  
 Fig. 103. Untere Schädelansicht von *Desmognathus fuscus*.  
 Fig. 104. Obere - - - *Anaides lugubris*.  
 Fig. 105. Seitliche - - - -  
 Fig. 106. Untere - - - -  
 Fig. 107. Unterkiefer desselben Thieres von der Innenseite.  
 Fig. 108. Knorpeliges Nasengerüst von *Spelerpes fuscus* von unten gesehen.  
 Fig. 109. Zusammenstoß des Frontale und Vomeropalatinum von *Triton viridescens*. Rechte Schädelhälfte von innen gesehen.  
 Fig. 110. Obere }  
 Fig. 111. Untere } Schädelansicht von *Triton cristatus*.

## Tafel XXVI.

- Fig. 112. Frontalschnitt durch die Regio ethmoidalis von *Salamandrina perspicillata*.  
 Fig. 113. Sagittalschnitt durch die Nasenhöhle desselben Thieres.  
 Fig. 114. Sagittalschnitt durch das Cavum intermaxillare von *Salamandrina perspicillata*.  
 Fig. 115. Frontalschnitt durch den Schädel desselben Thieres.  
 Fig. 116. Frontalschnitt durch die Regio quadrata des Schädels von *Plethodon glutinosus*.  
 Fig. 117 — 128. Frontalschnitte durch den Schädel von *Triton viridescens*; an der Schnauzengegend beginnend bis zur Regio quadrata. Das Nähere ergibt sich aus der Buchstabenerklärung.  
 Fig. 129. Frontalschnitt durch die Regio nasalis von *Plethodon glutinosus*.  
 Fig. 130. Ein ebensolcher Schnitt durch die Labyrinthgegend von *Triton alpestris*.

## Tafel XXVII.

- Fig. 131. Obere Schädelansicht von *Triton viridescens*.  
 Fig. 132. Frontalschnitt durch das Cavum intermaxillare von *Salamandrina persp.*  
 Fig. 133. }  
 Fig. 134. } Eben solche Schnitte, wobei auch die Nasenhöhle in Betracht kommt.  
 Fig. 135. Obere Schädelansicht von *Triton platycephalus* (*Euproctus Rusconii*).  
 Fig. 136. Untere Schädelansicht von *Triton viridescens*.  
 Fig. 137. }  
 Fig. 138. } Frontalschnitte durch das Cavum intermaxillare von *Salamandrina persp.*  
 Fig. 139. }  
 Fig. 140. Obere Schädelansicht von *Triton suberistatus*.  
 Fig. 141. Untere - - - *Triton platycephalus*.  
 Fig. 142. Seitliche - - - *Triton suberistatus*.  
 Fig. 143. Frontalschnitt durch den hintersten Bezirk des Cavum intermaxillare von *Salamandrina*.  
 Fig. 144. Obere Schädelansicht von *Triton torosus*.